

# FLORA

ODER

## ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

FRÜHER HERAUSGEGEBEN

VON DER

KÖNIGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

NEUE FOLGE. FÜNFUNDZWANZIGSTER BAND

(DER GANZEN REIHE 125. BAND)

ZWEITES HEFT

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL

PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

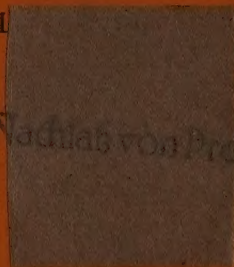
MIT 63 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1931



## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
BERGDOLT, ERNST, Über die Blütenbiologie von <i>Alyssum montanum</i> und ihre Zweckmäßigkeitsdeutungen. Mit 6 Abbildungen im Text	217—231
ORTH, REINHARD, Vergleichende Untersuchungen über die Luftkammerentwicklung der Ricciaceen. Mit 10 Abbildungen im Text	232—259
LLOYD, FRANCIS E., The range of structural and functional variation in the traps of <i>Utricularia</i> . Mit 13 Abbildungen im Text	260—276
TOBLER, F., Die Entwicklung der Primärblätter beim Efeu II. Mit 7 Abbildungen im Text	277—280
GOEBEL, K., Pteridologische Notizen. Mit 4 Abbildungen im Text	281—288
KRANZ, GERHARD, Zur Kenntnis der wechselnden Blattform des Efeus und ihrer Ursachen. Mit 23 Abbildungen im Text	289—320

*Verlag von Gustav Fischer in Jena*

## Die Stoffbewegungen in der Pflanze

Von

**Dr. Ernst Münch**

o. Professor der Botanik an der Forstlichen Hochschule Tharandt,  
Abteilung der Technischen Hochschule zu Dresden, in Tharandt

Mit 30 Abbildungen im Text

VII, 234 S. gr. 8° 1930 Rmk 12.—, geb. 13.50

Inhalt: I. Ausgangspunkt und Fragestellung. / II. Physik der Stoffbewegungen. a) Strömungen in osmotischen Einzelzellen. b) Stoffbewegungen im osmotischen System. c) Zur Energetik der Stoffbewegungen. / III. Physiologie der Stoffbewegungen. a) Allgemeine Physiologie der Stoffbewegungen. 1. Druckdifferenzen in der Pflanze. 2. Wegsamkeit der Leitungsbahnen für Druckströmungen von Lösungen. b) Spezielle Physiologie der Stoffwanderungen. 1. Schema der wichtigsten Saftströmungen. 2. Menge der Geschwindigkeit der wandernden Bildungstoffe. 3. Die Rinde als Leitungsweg. 4. Die Siebröhren als Leitungsbahnen und der Siebröhrensaft. 5. Die Stoffwanderungen im Blatt. 6. Der Saftkreislauf. 7. Der Blutungsdruck und die Mitwirkung lebender Zellen am Saftsteigen. 8. Aufsteigende Strömungen des Bildungssaftes. 9. Saftströmungen im Thallophyten. / IV. Aus der Geschichte der Lehre von den Saftströmungen. 1. Von Malpighi 1675 bis Knight und Cotta 1806. 2. Das 19. Jahrhundert bis Pfeffer 1877. 3. Rückblick. / V. Zusammenfassung. / Literatur.

## Fünfundzwanzig Jahre Mutationstheorie

Erweiterter Abdruck eines Vortrages, gehalten im Dezember 1929  
für die Mitglieder der wissenschaftlichen Gesellschaft *Diligentia*  
im Haag

Von

**Dr. Theo. J. Stomps**

Professor der Botanik an der Universität Amsterdam

Mit 2 Abbildungen im Text III, 68 S. gr. 8° 1931 Rmk 3.—

Diesem Heft ist ein Prospekt beigelegt vom Verlag **Gustav Fischer in Jena**, betr.: „**Süßwasserflora Mitteleuropas**“, sowie ein **Verlagsbericht für 1930** über **Naturwissenschaftliche Neuerscheinungen**“.

## Über die Blütenbiologie von *Alyssum montanum* und ihre Zweckmäßigkeitsdeutungen.

Von Ernst Bergdolt (München).

Mit 6 Abbildungen im Text.

Hermann Müller stellte den Satz auf, daß viele Blüten anfänglich der Fremdbestäubung angepaßt seien, sich am Schlusse der Blütezeit aber, wenn inzwischen keine Fremdbestäubung erfolgt sein sollte, spontan selbst bestäuben. Als Beispiel für die Richtigkeit dieses Satzes wurden von den Blütenbiologen häufig die Bestäubungseinrichtungen der Cruciferen und vorzugsweise die von *Alyssum montanum* L. angeführt. Besonders Günthart<sup>1)</sup> hat sich u. a. mit der Untersuchung des Bestäubungsvorganges dieser Pflanze näher befaßt. Genannter Autor bringt in Schröters „Pflanzenleben der Alpen“<sup>2)</sup> zwei Abbildungen, welche die Staubgefäße und den Stempel von *Alyssum montanum* am Anfang und am Ende der Blütezeit darstellen<sup>3)</sup> und nimmt auf Grund eigener Beobachtungen an, daß bei mangelnder Allogamie am Schluß der Anthese Staubblattbewegungen ausgeführt werden mit dem Ziele Autogamie herbeizuführen. Er kommt zu folgendem Schluß: „Damit ist bewiesen, daß die erst am Ende des Blühens und nur ausnahmsweise eintretende Autogamie wirklich eine direkte Folgeerscheinung der ausgebliebenen Fremdbestäubung ist“. Wenn man die Abbildungen, die übrigens im wesentlichen unverändert von Günthart aus seiner früheren Abhandlung (1) (dort Fig. 140 u. 141) übernommen wurden, betrachtet, so fällt folgendes auf: In dem Stadium, das die Verhältnisse am Ende der Blütezeit illustriert, haben nicht etwa nur die Staubblätter und der Griffel sich verlängert, sondern der Frucht-

1) A. Günthart, Beiträge zur Blütenbiologie der Cruciferen, Crassulaceen und der Gattung Saxifraga. Bibliotheca Botanica. 1902. Bd. XI, Heft 58.

2) C. Schröter, Das Pflanzenleben der Alpen. 1908. S. 714.

3) Die Angabe *Alyssum saxatile* L. unter der Figur bei Schröter dürfte irrtümlich sein, da die Abbildungen im Text ausdrücklich als von *Al. montanum* stammend bezeichnet werden, was sie auch tatsächlich sind. Nicht berücksichtigt ist aber die Extrorsität der Antheren im älteren Stadium.



knoten selbst hat eine bedeutende Vergrößerung erfahren. Da beide Blüten voll entwickelt waren, kann die Fruchtknotenanschwellung und -verlängerung am Ende der Blütezeit nur eine Reifungserscheinung darstellen, die eben durch das Wachstum befruchteter Samenanlagen bedingt ist. Daß dies tatsächlich so ist, kann man leicht feststellen, wenn man die Samenanlagen zweier Fruchtknoten in diesen Größenstadien vergleichend untersucht. In diesem Fall kann aber die Annäherung der Staubblätter an die Narbe nicht mehr als erstrebenswert gedeutet, sondern sie muß zum mindesten als überflüssig bezeichnet werden.

Das Wachstum der Staubblätter und des Griffels erfolgt bei *Alyssum montanum* auf sehr mannigfaltige Art. So gibt es Formen, bei denen der Griffel anfangs kürzer ist als die Staubblätter, allmählich aber infolge längerdauernden Wachstums deren Höhe knapp erreicht. Der umgekehrte Fall kommt gleichfalls vor: Der Griffel ist anfänglich im Wachstum gefördert, während die Staubblätter sich erst später verlängern. Bei wieder anderen ist das Wachstum von Androeceum und Griffel von Anfang an ein ziemlich gleichmäßiges. Äußere Faktoren sind als Ursache für diese Verschiedenheiten nicht nachweisbar, da die Pflanzen aus der gleichen Kultur und von dem nämlichen Standorte stammen können und mitunter selbst bei ein und derselben Pflanze in der Ausbildung ihrer Blüten Verschiedenheiten vorkommen.

Besonders Günthart hat den Versuch unternommen, jede einzelne der verschiedenen hier verwirklichten Ausbildungsmöglichkeiten und Wachstumsbewegungen als zweckmäßig zu deuten. Dies mußte zwangsläufig zu Widersprüchen in seiner eigenen Arbeit führen, und anstatt die Fragen zu lösen, sie mit neuen Unklarheiten komplizieren. Günthart gelangte zu folgender Ansicht: „Wir haben insbesondere in einigen Fällen die Wahrnehmung gemacht, daß besonders in den vier längeren Staubblättern die Tendenz, Autogamie herbeizuführen, zu liegen scheint, welcher Zweck von den genannten Staubblättern mit allen möglichen, und in derselben Blüte oft nacheinander mit entgegengesetzten Mitteln förmlich zielbewußt verfolgt wird, während sich die Narbe umgekehrt einer Berührung mit den Antheren mit derselben Zähigkeit, und ebenfalls oft fast gleichzeitig mit ganz verschiedenen Mitteln zu entziehen sucht.“ Dazu ist zu bemerken: Der Umstand, daß in der gleichen Blüte Vorgänge auftreten, die teleologisch ganz entgegengesetzt erklärt werden müßten, ist gerade ein Beweis dafür, daß diese Vorgänge nicht durch Zweckmäßigkeitserwägungen bedingt sind. Es ist nicht möglich, daß die „entgegengesetzten“ Mittel alle „zielbewußt“ sind; dies könnte höchstens ein Teil sein, der andere Teil würde eben dem

Ziel entgegengesetzt wirken. Es ist auch nicht so, daß gerade der Griffel immer mit „Zähigkeit“ der Autogamie zu entgehen sucht. In den Blüten, deren Griffel anfänglich kurz ist, wächst er im weiteren Verlaufe der Anthesis den Antheren geradezu entgegen. Dies war auch Günthart nicht unbekannt, wenn er schreibt: „Da der Griffel unterdessen oft doch noch bis zur Berührung der Narbe mit den vier oberen Antheren gewachsen ist, so ist spontane Autogamie in diesem Stadium, d. h. im letzten Augenblick der Empfängnisfähigkeit der Narbe, noch wohl möglich. . .“ Selbstbestäubung findet hier übrigens nicht erst „im letzten Augenblick“ statt, sondern sie kann schon bedeutend früher erfolgt sein, wenn der Pollen aus den aufgesprungenen, schrumpfen-den Antheren auf die Narbe herabfällt.

Fig. 1 zeigt eine vollentwickelte Knospe der von Anfang an mit relativ langem Griffel ausgestatteten Form. Der obere Teil des Griffels mit der Narbe dringt an der Spitze der Knospe hervor; damit wird die Entfaltung, die nun ziemlich schnell verläuft, eingeleitet. Die Staubblätter vermögen nun ebenfalls sich zu strecken. Günthart gibt hier folgende bewegte Schilderung: „Sehr häufig bemerkte ich folgende Erscheinung: Wenn die vier oben stehenden Antheren beinahe bis zur Höhe der Narben gelangt waren, so streckte sich plötzlich der Griffel von neuem, bis die Narbe wiederum volle 2 mm von den Antheren der vier längeren Staubblätter entfernt war. Oft streckten sich dann auch die Staubblätter noch einmal, und es trat doch noch Berührung der Sexualorgane ein. Es glich der Vorgang einer förmlichen Verfolgung der Narbe durch die Antheren; die erstere strebte nach Fremdbestäubung und Vermeidung der Autogamie, die vier höherstehenden Antheren dagegen nach Selbstbestäubung.“ Selbst die offensichtliche „Diskordanz des Strebens“ in ein und derselben Blüte, vermochte nicht dem Schicksal, als zielbewußtes Streben erklärt zu werden, zu entgehen. Wie kann so etwas „im Kampf ums Dasein“ erworben worden sein?

Was die spätere Hinaushebung des Griffels anbelangt, so hängt diese mit der Verlängerung des gesamten Gynaeceums infolge der Reifungserscheinungen zusammen. Das Gleiche scheint übrigens der Fall zu sein bei *Alyssum saxatile*, von der Günthart selbst folgende Beschreibung gibt: „Die oberen Staubbeutel überragen in der Knospe den Stempel noch nicht, strecken sich aber bei beginnender Anthese sehr rasch über denselben hinaus. Letzterer erreicht die Länge des Androe-

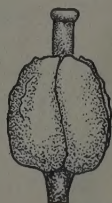


Fig. 1. *Alyssum montanum*. Langgriffelige Form. Knospe kurz vor der Entfaltung.



ceums dann erst wieder am Ende der Anthese, geht aber infolge der Reifungserscheinungen (! B.) noch über dasselbe hinaus. Aus den genannten Gründen tritt in diesen Blüten Selbstbestäubung erst am Ende der Anthese, dann aber mit größerer Sicherheit ein. . . “ Wenn der Stempel infolge bereits eingetretener Reifungserscheinungen zu wachsen beginnt, dann ist eine Bestäubung gar nicht mehr nötig. Man kann also unmöglich letztere als den Zweck dieses Wachstumsvorganges ansehen. Es handelt sich hier um die gleiche Erscheinung, die den bereits genannten Schröter-Günthartschen Abbildungen zugrunde lag.



Fig. 2. *Alyssum montanum*. Zwei Staubblätter (Unterseite); A vor, B nach der Filamentdrehung.

Übrigens erfährt die teleologische Deutung der von älteren Blüten angegebenen Bewegungen der Staubblätter, denen die Absicht zugeschrieben wird die Narbe zu erreichen und dadurch Selbstbestäubung zu erzielen, eine neue Schwierigkeit dadurch, daß die ursprünglich introrsen Antheren der vier längeren Staubblätter im Laufe des Streckungswachstums des Filamentes sich nach außen drehen. Diese Drehung war auch den früheren Autoren bekannt. Günthart<sup>1)</sup> nimmt an, daß sich die Staubblätter selbst durchaus passiv verhalten und die drehende Kraft von der geschlossenen Blütenhülle ausgehe. Die Zwangsdrehung fände also in diesem Falle bereits in der Knospe statt. Dies trifft jedoch gewöhnlich nicht zu, denn gerade im Knospenstadium und in einer unmittelbar vor der Entfaltung stehenden Blüte stehen sämtliche Antheren intrors. Der Verlauf der Zellreihen im Filament ist ein gerader (Fig. 2A) und parallel der Längsrichtung. Im

Laufe der Entfaltung findet nun die Drehung der langen Staubblätter statt und zwar in der Weise, daß je zwei der nebeneinander befindlichen Antheren sich zunächst die Rückenseite zuwenden und schließlich mehr oder weniger extrors stehen. Bei den gedrehten Staubblättern verlaufen die Zellreihen im unteren Teil des Filamentes ungefähr bis zum oberen Ende des Filamentflügelrandes noch parallel der Längsrichtung, im oberen kürzeren Teil aber haben sie eine deutliche Drehung erfahren (Fig. 2B). Diese kann auch bei solchen Staubblättern erfolgen,

1) Günthart, A., Prinzipien der physikalisch-kausalen Blütenbiologie in ihrer Anwendung auf Bau und Entstehung des Blütenapparates der Cruciferen. 1910.

deren Filament mit dem des benachbarten Staubblattes etwa bis in die Höhe des oberen Endes des Flügels verwachsen ist, ein weiterer Beweis dafür, daß die Torsion im oberen freien Drittel des Filamentes stattfindet.

Günthart gibt ferner an, daß nur dann starke Abdrehung stattfindet, wenn die inneren Staubblätter im Knospenstadium die Narbe überragen, daß aber andererseits bei einem Überragen des Stempels vor Entfaltung der Knospe die Staubblätter überhaupt keine Drehung ausführen würden. Die angeblich durch den Knospendruck verursachten Filamentdrehungen nennt Günthart primäre. Drehungen, die er aber doch auch bei voll geöffneten Blüten beobachtete, nennt er sekundäre und nimmt an, daß auch diese Drehungen letzten Endes vom Knospendruck herrühren: „Infolge der primären Drehung wird die innere Struktur des Filamentendes in spiraliggedrehtem Sinne abgeändert, so daß nun jedes weitere Längenwachstum jenes Filamentendes zugleich weitere Drehung bewirken muß.“ Wie aus Fig. 2 hervorgeht, weist die Zellstruktur des Filamentes bei beginnender Entfaltung keine Spiraldrehung auf; diese entsteht erst später und zwar rein aktiv. Oft finden die Drehungen sogar erst statt, wenn die Blüte bereits längere Zeit entfaltet ist. Die Drehung erfolgt gewöhnlich nicht in der Knospe, sondern in der geöffneten Blüte, gleichgültig ob der Griffel länger ist als die Staubblätter oder umgekehrt. Eine Teilung in primäre und sekundäre Drehung ist zum mindesten nicht notwendig. Die Filamentdrehungen finden bei der Entfaltung auch dann statt, wenn man aus jungen Knospen die Blütenhülle und damit den angeblich von ihr ausgehenden Druck beseitigt hat.

Die Tatsache, daß die Antheren sich von der Narbe abwenden, steht im Widerspruch mit der angeblichen Absicht der Staubblätter durch gesteigertes Längenwachstum Bestäubung der Narbe zu erreichen. Es müßte nicht nur im Streben von Griffel und Staubblatt Uneinigkeit bestehen, sondern selbst im Wachstum eines einzelnen Staubblattes, wenn man unter allen Umständen annehmen wollte, daß die Filamentstreckung zum Zwecke der Herbeiführung von Autogamie erfolgt, die Filamentdrehung aber zum Zwecke der Vermeidung der Autogamie. Günthart<sup>1)</sup> ist infolgedessen auch der Meinung, daß die Drehung der Staubblätter sowohl der Verhinderung der Berührung von Narbe und Androeceum als auch der Autogamie am Schlusse der Anthese dienen müsse „und daher, zwischen diesen Bestimmungen schwankend, oft nur der einen

1) Günthart, A., a. a. O. (Beiträge) 1902.



oder der anderen gerecht werden kann.“ Schwankend ist dabei nur diese Definition! Eine Tendenz zur Herbeiführung von Autogamie wird nämlich auch darin gesehen, daß die Antheren bei der Reife und Entleerung sich so weit zurückbiegen, daß sie schließlich nach hinten umkippen und dabei Pollenkörner, die noch nicht ausgefallen sein sollten, doch noch auf die blüteneigene Narbe gelangen können. Dieser „Beweis“ für die Zielstrebigkeit wäre aber doch zu gewunden, als daß er überzeugend erscheinen könnte. Andererseits sieht Hildebrand<sup>1)</sup> in diesen Staubblattdrehungen eine willkommene Stütze für das „Knight-Darwinsche Gesetz“. Unter dem Eindruck dieser Theorie sieht er in der Blütenbiologie der Cruciferen hauptsächlich die Tendenz zur Fremdbestäubung. Er schreibt: „Ferner sind die Cruciferen (ob alle?) dadurch interessant, daß die Antheren zur Zeit, wo sie, auch in der geöffneten Blüthe, noch nicht aufgerissen sind, ihre Vorderseite, an welcher die Risse später auftreten, der Narbe zukehren; sobald sie aufreißen macht jedoch das Filament eine solche Wendung, daß nun die aufgerissenen Seiten gerade von der Narbe abgewandt und der pollenlose Rücken dieser zusteht — ein merkwürdiger Ausdruck des Widerwillens gegen die Selbstbestäubung — ganz verhindert ist dieselbe allerdings nicht, indem beim nächtlichen Schließen der Blüten die Antheren der Narbe nähergerückt werden und von dem Staub, wenn anders dieser nicht schon durch Insecten abgewischt, etwas Pollen auf die Narbe gelangen kann — immerhin ist aber die Selbstbestäubung durch diese Drehung der Antheren erschwert.“ Näher kommt Knuth<sup>2)</sup> der Wahrheit, wenn er von *Alyssum montanum* einfach sagt: „Bei heiterer Witterung spreizen die Kron- und Staubblätter etwas, so daß alsdann bei Insektenbesuch Fremdbestäubung bevorzugt ist; bei trübem Wetter und in der Nacht liegen sie dem Fruchtblatte dicht an, so daß spontane Selbstbestäubung eintreten muß.“

Hier sei nun näher eingegangen auf die angeblichen, Selbstbestäubung bezweckenden Staubblattbewegungen am Ende der Blütezeit, von denen die älteren Blütenbiologen annahmen, daß sie eine Folge von ausgebliebener Fremdbestäubung seien, und darzulegen versucht, warum diese Annahme nicht haltbar ist. Wie Knuth bereits hervorgehoben hat, liegen die Kron- und Staubblätter dem Fruchtblatte in der Nacht dicht an. Man kann leicht beobachten, daß sich die Blüte gegen Abend bis zu einem gewissen Grade schließt, wobei

1) Hildebrand, F., Geschlechterverteilung bei den Pflanzen. 1867.

2) Knuth, Paul, Handbuch der Blütenbiologie, II. Bd. S. 107.



auch die Antheren der Narbe genähert werden. Autogamie kann dabei sehr wohl stattfinden. Es handelt sich also hier um nastische Bewegungen, die täglich zustandekommen und nicht erst am Ende der Blütezeit. Diese Einwärtsbewegung ist aber keineswegs nur auf das Androeceum beschränkt, sondern geht hauptsächlich von den Kronblättern aus. Dies läßt sich experimentell nachweisen. Im Laufe der Entfaltung findet eine Auswärtsbewegung der Staubblätter statt (das Spreizen). Die Blütenblätter stehen ebenfalls ausgebreitet. Wenn man die Staubblätter entfernt, schließen sich die Petalen jedoch sehr rasch. Beim abendlichen Blütenschluß ist der Druck der sich schließenden Kronblätter stärker, als der Widerstand der sechs auseinandergespreizten Staubblätter, weshalb es zu der Einwärtsbewegung kommt. Entfernt man an einer geöffneten Blüte die Kelch- und Kronblätter, so führen die Staubblätter nachts keinerlei Schließbewegungen aus. Entfernt man dagegen nur die Staubblätter, so schließt sich die Krone bis zum Griffel. Die aktiven Annäherungsbewegungen der Staubblätter bis zur Narbe, die die Pflanze bei ausbleibender Fremdbestäubung angeblich ausführt, finden überhaupt nicht statt. Was so aussieht, ist ein rein passives Zusammengeschobenwerden der Staubblätter gegen die Mitte der Blüte hin vor Eintritt des Verblühens. Die Schließbewegung der Kronblätter ist eine aktive und nicht etwa ihrerseits durch das Schließen der Kelchblätter bedingt; denn sie findet auch dann statt, wenn man die Kelchblätter zuvor entfernt hat. Wenn infolge bereits eintretender Welkung die Blütenteile nach der Blütenmitte hin zusammenneigen, hat eine ausreichende Bestäubung hier gewöhnlich schon stattgefunden und die extrorsen Antheren sind längst entleert und geschrumpft.

Bei den Schröter-Günthartschen Zeichnungen sind die Blütenblätter weggelassen; diese Abbildungen sind deshalb nicht geeignet, den Vorgang der Staubblattannäherung am Schlusse der Anthesis zu veranschaulichen. Denn die Staubblattbewegungen sind untrennbar verbunden mit der Schließbewegung der Kronblätter. Fig. 3 zeigt diesen Vorgang. Dargestellt sind drei Blüten von demselben Blütenstand, die zur gleichen Tagesstunde photographiert wurden. Die obere ist eine voll entfaltete Blüte, deren Kron- und Staubblätter noch deutlich voneinander abstehen. Die mittlere, an der Infloreszenz etwas weiter unten



Fig. 3. *Alyssum montanum*. Offene und geschlossene Blüten der gleichen Infloreszenz.

insetierte Blüte zeigt das sogenannte Endstadium der Anthese, oder richtiger, das erste Stadium des Verblühens. Die „Nägel“ der Blütenblätter haben sich bereits einander stark genähert und nur die „Platten“ stehen noch ziemlich flach, sternförmig ausgebreitet. Sie lassen in ihrer Mitte die Antheren der Staubblätter erkennen, die in eine Linie oder meist gegen die Blütenmitte um die Narbe herum zusammengeschoben sind. Die untere Blüte, die auch an der Infloreszenz am weitesten unten sich befand, zeigt den gewöhnlichen Endverlauf der Schließbewegung, das Einkrümmen auch der oberen Teile der Kronblätter und den Verlust der bisher noch regelmäßigen Gestalt infolge vorgeschrittenen Welkens. Ein Schema (Fig. 4) möge die ersten beiden Stadien dieses Vorganges noch verdeutlichen. —

Auffallend ausgebildet ist bei *Alyssum montanum* die Flügelung der Filamente. Christian Konrad Sprengel<sup>1)</sup> schreibt gelegentlich der Betrachtung eines *Alyssum* über die häutigen Lappen der Staubblätter: „Diese sechs Fortsätze scheinen

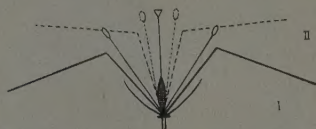


Fig. 4. *Alyssum montanum*. I geöffnete Blüte, II die Antheren werden von den schließenden Blumenblättern zum Griffel gedrängt.

bloß deswegen vorhanden zu sein, damit die Insekten desto bequemer zum Saft gelangen können. Denn sie bilden gleichsam vier kleine Röhren, welche zu den Safttröpfchen führen, und welche zwar für den Saugerüssel des Insekts weit genug, für Regentropfen aber zu enge sind. Die Blume wird von dem-

jenigen Insekt, dessen ich bey dem *Tropaeolum* gedacht habe<sup>2)</sup>, besucht. Den Saft derselben kann es ungeachtet seiner Dummheit leicht finden; denn es darf nur den Saugerüssel in die Blume hineinstecken.“ Die Annahme, daß die durch die Filamentanhängsel zustandegekommene Zerteilung und Verengerung des Blüteninnern das Eindringen von Regentropfen unmöglich mache, ist nicht aufrechtzuerhalten, denn ein Versuch zeigt, daß das Eindringen von Regenwasser durch die Filamentflügelung nicht ausgeschaltet wird. Die Verhinderung des Eindringens von Wasser in

1) Christian Konrad Sprengel, Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. 1793. S. 331.

2) Sprengel schreibt dort (S. 217): „Auch das abgebildete dumme und träge Insekt fand ich auf der Blume, welches ich sonst auf anderen Blumen, besonders der Sonnenblume angetroffen habe. Daß es zur Befruchtung derselben nicht bestimmt sey, gab es durch sein Verhalten zu erkennen. Denn es hielt die Saftdecke für den Safthalter, steckte seinen Saugerüssel hinein, und fand, weil es vorher geregnet hatte, Regentropfen in demselben.“

die geöffneten Blüten ist nur scheinbar bei flüchtiger Betrachtung, denn größere Tropfen stehen häufig — anscheinend ohne tiefer eingedrungen zu sein und wie eine isolierte Kugel — auf Blütenblättern und Antheren ruhend. Schüttelt man den Tropfen weg, so fällt der kugelige Teil ab und es bleibt in der Blüte nur noch der in die „Röhren“ eingesogene Teil des Wassers zurück. Vermöge der erhöhten Kapillarität der „Röhren“ wird das Wasser dort fester zurückgehalten. Kleinere Tropfen können sofort so weit in die Blüte eindringen, daß der obere Spiegel des Wassertropfens etwa in der Höhe der Abzweigungsstelle der Filamentflügel sich befindet. Die Flügel vermögen demnach keinen Schutz gegen das Eindringen zu bieten, da sie von dem einfallenden Tropfen überrannt und hinter ihm zurückgelassen werden. Präpariert man die Flügel heraus und läßt dann Tropfen auf die Blüte fallen, so gibt der Versuch das gleiche Bild: Kleine Tropfen dringen bis zum Grund ein und schließen unterhalb der Antheren nach oben ab, während größere Tropfen noch darüber hinaus als scheinbar isolierter Wassertropfen stehen. Beim Abschütteln gelingt die Entfernung des Wassers aus der Blüte ziemlich leicht. Die Meinung, ein Zweck der Flügelung sei es, das Eindringen von Wasser in die Blüte zu verhindern, ist, wie das Experiment zeigt, nicht richtig. Das Wasser kann trotz der Filamentanhängsel in das Innere der Blüte gelangen und ist überdies — bedingt durch die Erhöhung der Kapillarität — durch Schütteln schwerer wieder aus intakten Blüten zu entfernen, als aus solchen, deren Filamentflügel zuvor entfernt waren.

Für das Vorhandensein bzw. die Entstehung der Filamentleisten gibt Günthart folgende Erklärung: „Ich denke, daß man sich . . . der Auffassung nicht wird erwehren können, daß alle jene in so eminent zweckmäßiger Weise für den Insektenrüssel ausgebildeten Kanäle direkte Reizwirkungen darstellen, hervorgebracht durch das beständig an der gleichen Stelle zu dem in seiner Lage relativ konstanten Nektarium vordringende Saugorgan.“ Dieser Auffassung kann man sich sehr leicht erwehren. Wenn der Insektenrüssel ursprünglich bereits ohne die „Leitungsröhren“ ständig an der gleichen Stelle zum Nektarium vordringt, ist damit nur bewiesen, daß die „Röhren“ für die Sicherung der Bestäubung überflüssig sind. Daß sie durch Reizwirkung entstanden seien, ist nicht anzunehmen, da sie sonst bei allen *Alyssum*-arten und den übrigen Cruciferen und vielen anderen Pflanzen, denen Filamentleisten fehlen, aufgetreten sein müßten. Denn auch andere Arten werden durch die Insekten auf die gleiche Weise „gereizt“. Später<sup>1)</sup> hat

1) Günthart, A., a. a. O. (Prinzipien) 1910.



Günthart selbst beobachten können, daß die Insekten keineswegs nur die „Führungskanäle“ benützen, sondern auch oft andere Wege zum Blütengrund einschlagen und glaubt in diesem Zusammenhang in den Filamentleisten Schutzdecken gegen Verletzungen des Fruchtknotens durch Insekten sehen zu dürfen, fügt aber selbst bei, keine diese Vermutung beweisende Tatsachen beobachtet zu haben.

Im übrigen ist die Unmöglichkeit der „Reizwirkungserklärung“ bereits rein gedanklich nachzuweisen. Der Reiz des Insektenrüssels, der eine Blüte trifft, vermag in dieser gar keine Wirkung mehr auszuüben, durch die ihre Geschlechtszellen, bzw. ihre Erbmasse in irgendeiner Weise beeinflußt werden könnten. Denn wenn die Insekten in die Blüte gelangen, ist sie schon voll entwickelt und entfaltet. Die Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen und in den Makrosporenmutterzellen hat bereits stattgefunden. Die Chromosomen, die ganze Erbmasse der Geschlechtszellen sind fertig ausgebildet. Wenn eine solche Blüte ein Reiz trifft und sie würde durch irgendeine Gewebeveränderung darauf reagieren, so wäre dieser Vorgang eine rein vegetative Modifikation, die nicht erblich sein kann, selbst wenn in anderen Fällen die Erbllichkeit von Modifikationen erwiesen wäre. Die Filamentleisten können somit nicht durch äußere Reize, die erst die voll entwickelte Blüte treffen, im Laufe von Generationen angezüchtet sein. Dies ist auch in vielen anderen Fällen zu berücksichtigen, bei denen für zweckmäßigerscheinende Ausgestaltungen der Blüte eine positive Heranzüchtung (nicht Auslese) durch Insekten angenommen worden ist. Auch wenn Günthart später unter seiner Bezeichnung „direkte Anpassung“ nicht eine im Verlaufe von Generationen gezüchtete Umwandlung versteht, sondern eine sofortige zweckmäßige Veränderung, ist eine Erklärung der Entstehung der Filamentleisten durch Reizwirkung nicht möglich. Denn im ontogenetischen Entwicklungsgang von *Alyssum montanum* sind die Staubblattanhängsel bereits in sehr jungen Knospen nachweisbar, bei denen von einer stattgehabten Reizwirkung durch Insekten keine Rede sein kann.

Auch eine weitere Vermutung Güntharts<sup>1)</sup>, die Filamentleisten seien infolge eines mechanischen Druckes, den das geschlossene Knospendach auf das Filament ausübe, hervorgerufen, erscheint nicht überzeugend. Wenn ein solcher Druck tatsächlich in der vermuteten Richtung wirken

---

1) Günthart, A., Über die Entwicklung und Entwicklungsmechanik der Cruciferenblüte. Beih. z. Bot. Centralblatt, Abt. I, Bd. XXXV, 1918, S. 135–36.

würde, müßten auch in den Knospen der meisten anderen Pflanzen Filamentleisten entstanden sein.

Glück<sup>1)</sup> erwähnt bezüglich der Filamentleisten, die vier langen Staubblätter von *Alyssum montanum* seien „mit je einem einseitigen und nach oben zu oft unregelmäßig ausgezackten Stipularzahn versehen.“ Diese Angabe ist dahin zu ergänzen, daß die Flügelung keineswegs immer einseitig entwickelt ist, sondern häufig beidseitig, wenn auch meist stark assymetrisch. Ihrer Entstehung nach ist die Flügelung im ersten Stadium immer beidseitig und erst später findet eine mehr oder weniger starke Wachstumsförderung auf einer Seite oder auf der Oberseite statt, während die Anlage auf der anderen Seite nur schwach oder überhaupt nicht weiterentwickelt wird.

Glück sieht in den Filamentverbreiterungen Stipulargebilde. Diese Auffassung steht im Widerspruch zu der Ansicht De Candolles<sup>2)</sup>, wonach die Blumenblätter sich aus Staubblättern herleiten. Die Annahme, daß die Blumenblätter der Angiospermen steril gewordene Mikrosporophylle seien, wird auch von Nägeli<sup>3)</sup>, Goebel<sup>4)</sup>, Troll<sup>5)</sup> u. a. vertreten und kann als sichergestellt gelten. In diesem Falle hätte man also in den Filamentverbreiterungen bei *Alyssum montanum* keine Nebenblätter vor sich, sondern Übergänge zu petaloiden Bildungen. Die Art zeigt auch das Sterilwerden von Mikrosporophyllen und ihre Annäherung an Blumenblätter. Es werden oftmals Infloreszenzen entwickelt, deren Blüten mehr oder weniger weitgehend rückgebildet sind. Es ist kein Anhaltspunkt dafür vorhanden, daß es sich etwa um pathologische Erscheinungen handelt. Weder Gallentiere noch parasitische Pilze, die die Veränderung bedingt haben könnten, waren nachweisbar. Auch traten die Rückbildungserscheinungen nicht nur einmal, sondern ziemlich häufig auf und zwar an gesunden, normal entwickelten Pflanzen. Es kommen dabei Formen zustande, die ähnlich wie kleistogame Blüten dauernd geschlossen bleiben, jedoch verhält sich der Griffel entgegengesetzt wie in kleistogamen Blüten, indem er meistens aus der Blüte herausragt, so daß nicht Allogamie unmöglich gemacht ist, sondern sogar die einzige

1) Glück, H., Blatt- und blütenmorphologische Studien, S. 648.

2) De Candolle, A. P., *Theorie élémentaire de la botanique*. II. Edition, 1819, S. 504—5.

3) Nägeli, C., *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammung*, 1884, S. 509.

4) Goebel, K., *Organographie der Pflanzen*, 1923, III. Bd.

5) Troll, W., *Zur Frage nach der Herkunft der Blumenblätter*. *Flora N. F.*, 22. Bd., 1927.

generative Form der Fortpflanzung in solchen Blüten ist. In Blüten, deren Griffel nicht über die Kelchblätter hinausreicht, kann jedoch nur Autogamie stattfinden wie in kleistogamen Blüten. Fig. 5 zeigt drei verschiedene Blütenstände von ein und derselben Pflanze. Die Infloreszenz rechts weist voll entwickelte Blüten mit normal gebauten Blumenblättern auf. Die mittlere Infloreszenz trägt Blüten, die gewissermaßen auf dem Knospenstadium stehen geblieben sind. Die Blumenblätter sind hier stark reduziert und ragen meist nicht mehr über die Kelchblätter hinaus, die geschlossen bleiben. Fremdbestäubung ist möglich, da der Griffel mit der Narbe an der Spitze der Blüte ein Stück hervorragt, ähnlich wie bei dem in Fig. 1 dargestellten Knospenstadium. Tatsächlich haben auch mehrere Blüten Früchte angesetzt.



Fig. 5. *Alyssum montanum*. Rechte Infloreszenz mit normalen, mittlere Infloreszenz mit rückgebildeten, linke Infloreszenz mit stark reduzierten Blüten.

Die infolge schlechter Witterung auftretende ganz ähnliche Erscheinung der Praeanthese<sup>1)</sup> ist übrigens ein für die Bestäubung der Pflanze sogar sehr unzweckmäßiger Vorgang, denn die aus den Knospen herausragenden Narben haben gerade bei Regenwetter am wenigsten Aussicht, durch Insekten bestäubt zu werden. Zweckmäßiger wäre doch in diesem Falle das Verbleiben in der Knospe, was mit Sicherheit zur Bestäubung und Kleistogamie führen würde. In Schröters „Pflanzenleben der Alpen“ (2. Aufl. 1926, S. 1066) ist ebenfalls auf die von vielen Cruciferen bekannte Erscheinung, daß bei längedauernd regnerischem Wetter die Blumenblätter nur unvollkommen entwickelt werden,

1) Günthart, A., a. a. O. (Entwicklungsmechanik) 1918, S. 128.



verwiesen und zusammenfassend hervorgehoben: „Die ganze starke Veränderung des Blühbildes beruht jedoch, wenigstens bei den Cruciferen, nicht auf einer Beeinflussung der Fortpflanzungsorgane selbst, sondern eben lediglich auf der beschriebenen Hemmung der Krone“. Bei *Alyssum montanum* ist der größte Teil der Blüten normal entwickelt, während nur ein kleinerer Teil (im vorgelegenen Fall ca. 15% der Infloreszenzen) reduziert ist. Wenn ungünstige äußere Bedingungen die Ausgestaltung der Blumenblätter nicht zulassen, so gilt das für die ganze Pflanze. Daß die Verhältnisse bei *Alyssum montanum* von den bisher bekannten Erscheinungen abweichen, geht auch daraus hervor, daß sich die Reduktion auch mehr oder weniger weitgehend auf die Fortpflanzungsorgane erstrecken kann. Auf die Rückbildung der Blumenblätter folgt die Reduktion der Staubblätter und schließlich kann die Rückbildung so weit gehen, daß auch der Fruchtknoten steril, der Griffel verkürzt und die Narbe funktionsunfähig wird. Die verkleinerten, fast kapuzenförmigen Kelchblätter bleiben geschlossen. In diesem Stadium befinden sich die meisten Blüten der auf Fig. 5 links dargestellten Infloreszenz.

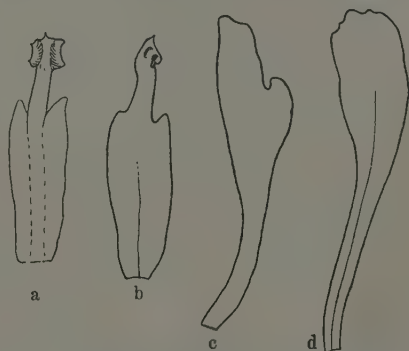


Fig. 6. *Alyssum montanum*. a, b rückgebildete Staubblätter, c, d reduzierte Blumenblätter.

In vielen reduzierten Blüten werden, wie erwähnt, auch die Mikrosporophylle steril. Bei diesem Vorgang erfahren die Filamentleisten eine relative Vergrößerung, während der fertile Teil des Staubblattes weitgehend rückgebildet wird. Fig. 6 zeigt einige Stadien, deren Antheren allmählich schwinden, während die seitlichen Flügel wohlentwickelt sind. Hervorzuheben ist auch die deutlich beidseitige Entwicklung der „Flügel“. Auch kommen Formen vor, bei denen die Flügelung nicht mehr deutlich abgesetzt ist, während der Rest eines Pollenfaches noch an der Blattspitze vorhanden ist. In Fig. 6 sind auch einige Blumenblätter aus reduzierten Blüten dargestellt. — Eine ziemlich gleichmäßige, wenn auch nur schwache Flügelung auf beiden Seiten des Staubblattes kommt bei einigen anderen Cruciferen, z. B. bei *Cardamine trifolia* normal vor und bei *Aubrietia deltoidea* D. C. und *Aubrietia Leichtlini*

h. weist sogar der untere Teil des Kronblattes eine Flügelung in Form von häutigen Rändern des Nagels auf.

Die Bestäubung der Blüten von *Alyssum montanum* kann auf verschiedene Weise stattfinden. Abgesehen von Insektenbestäubung kann leicht Autogamie erfolgen, wenn sich die Blüten in der Nacht schließen. Aber auch in geöffneten Blüten und bei Abwesenheit von Insekten (in einem Gewächshaus oder unter Gazeabschluß) kann Befruchtung stattfinden. Pollen fällt auf die Narbe, wenn sie unterhalb der Antheren sich befindet, bereits bei aufrechtem Wuchs (Autogamie); sonst erst nach Verschiebung der Blüten gegen die Horizontallage durch das Weiterwachsen des Blütenstandes (es wird Geitonogamie ermöglicht). So haben z. B. bei der langgriffeligen Form (Fig. 1) in einer gebeutelten Infloreszenz im Freiland fast sämtliche Blüten gut entwickelte Früchte angesetzt, ein Beweis dafür, daß selbst bei dieser anscheinend mehr für Insektenbestäubung eingerichteten Blütenform Autogamie und Geitonogamie vorkommen und zu reichlicher Samenbildung führen. Auch in Wassertropfen, die auf die Blüte fallen, gelangt Pollen aus geöffneten Pollenfächern, der beim Eintrocknen des Wassers zum Teil an die Narbe kommt.

Die Versuche, die Blütenbiologie von *Alyssum montanum* teleologisch zu erklären, führten — je nach den wohl unbewußt vorgefaßten Meinungen der Autoren — zu weitgehenden Abweichungen und offensichtlichen Widersprüchen. So liegt hier, um nur an ein Beispiel zu erinnern, der Fall vor, daß der eine Autor im Wachstum der Antheren, bzw. der Staubblattfilamente eine Verfolgungsabsicht zur Erreichung der Narbe und Erzielung von Selbstbestäubung zu entdecken glaubt, während der andere Schriftsteller im Staubblattwachstum der nämlichen Art einen „merkwürdigen Ausdruck des Widerwillens gegen die Selbstbestäubung“ findet. Diese Tatsache kann wohl als weiterer Beweis gelten dafür, daß in der Biologie Anschauungsergebnisse, die gefordert werden von Theorien, sehr häufig nicht äquivalent sind, Beobachtungen, die — ohne im Dienste einer Theorie zu stehen — auf das Experiment begründet sind. Günthart selbst sieht sich veranlaßt, später<sup>1)</sup>, wohl hauptsächlich unter dem Eindruck der Goebelschen Werke, die er nun erstmals zitiert, darauf hinzuweisen, daß durch die ökologische Beschreibung „der Forscher so sehr in den Bann des Zweckbegriffes“ verfällt, „daß er andere als zweckmäßige Merkmale überhaupt nicht mehr sehen kann.“

1) Günthart, A., a. a. O. (Prinzipien) 1910, S. 5.

Das „Knight-Darwinsche Gesetz“ trifft bekanntlich in sehr vielen Fällen zu. Aber auch das Gegenteil, nämlich die Tendenz, sich nur autogam fortzupflanzen, wird in vielen Fällen angetroffen. Diese verwirklichte Möglichkeit wurde von Burck<sup>1)</sup> an zahlreichen Beispielen näher geschildert und fand ihre einseitige Überschätzung durch Axell<sup>2)</sup>. Ch. K. Sprengel<sup>3)</sup> sagte einst: „Hat die Natur bey Entwerfung des Ideals irgend einer Blume einen glücklichen Einfall gehabt, wenn ich mich dieses Ausdrucks bedienen darf: so findet sie an demselben ein zu großes Wohlgefallen, als daß sie denselben nicht auch bei anderen Blumen, nur unter ganz anderen Umständen, wieder anbringen sollte.“ Für diesen Satz lassen sich in der Tat bestätigende Beispiele anführen, besonders in der Morphologie<sup>4 u. 5)</sup>. Hermann Müller<sup>6)</sup> hat jedoch an solchen Gedanken Sprengels Anstoß genommen. Was Sprengel noch als „Idee“ erschien, die die Natur in vielen Fällen „nach Belieben“ verwirklicht hat, ist bei vielen späteren Botanikern bereits verknöchert zum „Gesetz“, das der Natur eine Zeit lang auferlegt wird.

---

1) Burck, W., Über Kleistogamie im weiteren Sinne und das Knight-Darwinsche Gesetz. *Annales du jardin botanique de Buitenzorg*. 1890.

2) Axell, S., Om anordningarna för de fanerogama växternas befruktning. 1869.

3) Sprengel, Ch. K., a. a. O. S. 96.

4) Goebel, K., *Organographie der Pflanzen*, I, Einleitung. III. Aufl. 1928.

5) Troll, W., *Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte*. 1928.

6) Müller, H., *Die Befruchtung der Blumen durch Insekten*. 1873. (Geschichtliche Einleitung.)



# Vergleichende Untersuchungen über die Luftkammerentwicklung der Ricciaceen.

Von **Reinhard Orth**, München.

Mit 10 Abbildungen im Text.

## Inhaltsübersicht.

	Seite
1. Einleitung . . . . .	232
2. Historisches . . . . .	234
3. Spezieller Teil . . . . .	234
A. Allgemeine Schilderung der Ansichten der einzelnen Autoren über die Entstehung der Luftkammern . . . . .	234
B. Spezielle Darstellung der Verhältnisse bei den einzelnen Formen . . . . .	238
a) <i>Riccia Bischoffii</i> . . . . .	238
b) <i>Riccia ciliata</i> . . . . .	239
c) <i>Riccia bifurca</i> . . . . .	240
d) <i>Riccia glauca</i> . . . . .	240
e) <i>Riccia Warnstorffii</i> . . . . .	243
f) <i>Riccia sorocarpa</i> . . . . .	244
g) <i>Riccia fluitans</i> . . . . .	245
h) <i>Riccia crystallina</i> . . . . .	247
i) <i>Riccia Frostii</i> . . . . .	247
k) <i>Riccia natans</i> ( <i>R. lutescens</i> Lewis) . . . . .	249
l) <i>Tesselina pyramidata</i> ( <i>Oxymitra pyr.</i> ) . . . . .	253
C. Zusammenfassung der Ergebnisse und Ausblick auf die Marchantiaceen. Phylogenetische Betrachtungen . . . . .	255
4. Literaturverzeichnis . . . . .	259

## 1. Einleitung.

Die folgenden Untersuchungen sollen sich erneut in einer eingehenden kritischen Stellungnahme an Hand von Neuuntersuchungen des Verfassers mit der allerersten Entstehung der Luftkammern bei der Lebermoosgruppe der Ricciaceen beschäftigen.

Veranlassung gab mir eine Arbeit von Wilhelm Pietsch (21), auf die ich im Laufe meiner Untersuchungen über die Luftkammerentwicklung der Marchantiaceen aufmerksam wurde. Leitgeb (15) stellte bekanntlich die genetische Reihe *Riccia*—*Corsinia*—*Marchantia* auf. Beim Studium der Arbeit Pietschs mußte es mich überraschen, daß

der genannte Autor für solche Lebermoose, die der von mir untersuchten *Corsinia* (Orth 20, l. c. S. 173) zweifellos nahestehen, eine grundsätzlich abweichende Entwicklung der Luftkammern beschreibt, als ich sie für *Corsinia* einwandfrei feststellen konnte.

Wohl schreibt Pietsch in der Zusammenfassung seiner Arbeit: „Durch meine Untersuchungen ist erwiesen, daß die Luftkammern schizogen in vorher festgefügttem Gewebe entstehen.“ Er nimmt also an, daß das Primäre ein Spalt im kompakten, embryonalen Gewebe sei, der sich nach außen öffne.

In der übrigen, recht zahlreichen Literatur fiel mir die Verschiedenheit der Ergebnisse der einzelnen Forscher auf. Die einen fanden eine endogene, die anderen eine exogene Entstehungsweise. Ich habe mir, soweit es nur irgend möglich war, die Originalliteratur verschafft und werde sie an Hand von eigenen Untersuchungen im Laufe des Textes kritisch verarbeiten. In der Überzeugung, daß meine Ergebnisse exakt und einwandfrei sind, wurde ich dadurch bestärkt, daß viele Autoren, die eine endogene Entstehungsweise im Text beschreiben, in ihren Abbildungen entgegengesetzte Verhältnisse gezeichnet haben, ohne ihnen die gebührende Beachtung zu schenken. Auch ließen mich meine bei der Bearbeitung der Marchantiaceen gewonnenen Erfahrungen und nicht zuletzt auch phylogenetische Erwägungen an der Richtigkeit der Ergebnisse Pietschs zweifeln.

Die Grundergebnisse dieser Arbeit wurden am Botanischen Institut der Universität in Gießen gewonnen, Ergänzungen stellte ich im Botanischen Institut der Universität München an.

Herr Geheimrat v. Goebel in München gestattete mir in stets zuvorkommender Weise die dortigen reichhaltigen Riccienkulturen zu Ergänzungen dieser Arbeit benützen zu dürfen. Herrn Geheimrat v. Goebel möchte ich an dieser Stelle herzlichst danken.

In Gießen standen mir in lebendem Zustand nur *Riccia natans*, *Riccia fluitans* und einige Thalli von *Riccia glauca* zur Verfügung. *Riccia natans* fand ich anfangs November 1929 in einem kleinen Teich im Bergwerkswald bei Gießen schwimmend, in nicht mehr ganz frischem Zustande vor. Doch entwickelten sich die Pflänzchen in meinem Arbeitszimmer in kurzer Zeit zu einer Prachtkultur und ich hatte den ganzen Winter über schönes lebendes Material. Merkwürdigerweise entwickelten die Thalli in der Winterkultur keine Rhizoidenbüschel, womit wohl den Rhizoiden eine ausschließlich ernährende Funktion abgesprochen werden muß.

*Riccia fluitans* erhielt ich durch die gütige Vermittlung von Herrn Prof. Dr. Küster, Gießen, aus dem Botanischen Garten in Berlin. Herrn Prof. Dr. Küster und Herrn Prof. Dr. Diels, Berlin, möchte ich auch an dieser Stelle herzlichst danken.

*Riccia glauca* stellte mir Herr Garteninspektor Nessel in Gießen in schönem Material zur Verfügung. Auch ihm sei an dieser Stelle herzlichst gedankt.

## 2. Historisches.

Micheli (18) war wohl der erste (1729), der die Riccien in eine einheitliche Familie zusammenschloß und auch schon die äußerlich den Riccien sehr ähnlichen Lebermoose *Corsinia* und *Oxymitra* dazu rechnete. Die anatomische Struktur wurde nur vermutet, erst Schmidel (1782) erkannte die zellige Beschaffenheit dieser Pflänzchen. Kieser (13) erklärt den Körper der Lebermoose für einen Filz aus Confervenfäden, welche sich nach Art der Hyphen im Pilzmyzelium verflechten; zwischen ihnen sollen die Samenkörner eingebettet liegen. Corda erkennt die Epidermis und die Parenchymzellen und stellt fest, daß die „von den Parenchymzellen geschiedene Oberhaut wahre Spaltöffnungen“ besitzt. Diese Vermutungen und Beobachtungen stellte 1840 Bischoff in seiner Abhandlung (2) zum großen Teil richtig. Er bearbeitete eine große Zahl von Riccien und war imstande auf Grund seiner Forschungsergebnisse und denen Nees von Esenbecks die Funktionen der Fortpflanzungsorgane einwandfrei zu deuten. Bischoff stellt sich würdig an die Seite Lindenberg, der die Riccien rein systematisch bearbeitete und im übrigen die Ergebnisse Bischoffs bestätigte (17). Nun kam Hofmeister mit seiner merkwürdigen Theorie, wonach der Ricciathallus aus der Verschmelzung dreier Triebe entstanden sein soll. Jeder dieser Triebe habe ein selbständiges Wachstum, doch verwüchsen sie ihrer ganzen Länge nach so innig miteinander, daß später jede Spur einer inneren Sonderung des Gewebes verwischt wird.

## 3. Spezieller Teil.

### A. Allgemeine Schilderung der Ansichten der einzelnen Autoren über die Entstehung der Luftkammern.

Ich möchte zunächst die Anschauungen der einzelnen Forscher über die Entstehung der Luftkammern schildern und dann zur Besprechung jeder Art für sich übergehen.



Der erste, der sich an Hand mikroskopischer Untersuchungen daran machte, die Entwicklungsgeschichte des Thallus zu erforschen, war Kny (14, 1866/67).

Bevor er sich überhaupt an eine Untersuchung über die Entstehung der Luftkammern heranwagte, machte er sich zunächst eine Vorstellung über die Lage des Entstehungszentrums. Dies ist bei den Ricciaceen vorerst schwerer zu entscheiden, als bei den Marchantiaceen, obwohl die Scheitelbucht, in der man natürlicherweise dieses Zentrum vermutet, äußerlich (von oben gesehen) den Marchantiaceen ähnlich ist (Fig. 1 *a* bei *S*). Bei letzteren liegt der Vegetationspunkt an der Stelle, an der die beiden Flügel des Thallus (*f*), die schief von oben nach unten verlaufen, sich treffen

(Fig. 1 *b* bei *a*). Anders bei den Ricciaceen. Hier verlaufen die beiden Thallusflügel eine kleine Strecke schief von oben nach unten (*a* in Fig. 1 *c*), berühren sich beinahe und verlaufen lange Zeit parallel (bei *b*), bis sie schließlich in die Scheitelzone übergehen (*c*). Diese Zone ist demnach ein Stück tiefer gerückt als bei

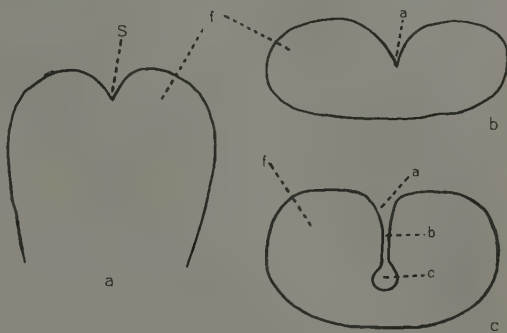


Fig. 1. Schematische Darstellung der Lage der Scheitelzone. *a* Ansicht eines Thallus von oben. *b* Die Lage der Scheitelzone bei den Marchantiaceen, *c* bei den Ricciaceen (*b* und *c* im Querschnitt). *S* Scheitelbucht, *f* Flügel des Thallus. Erklärung im Text.

den Marchantiaceen. Dies hat bereits Kny richtig erkannt (l. c. S. 369). Er ging von der Tatsache aus, daß die Zellreihen in der Mitte des Laubes vollkommen parallel verlaufen, bei nur geringem Zusammenneigen gegen den Scheitel hin und schließt daraus, daß das Spitzenwachstum der Ricciaceen nicht durch eine einzige Scheitelzelle, sondern durch eine Reihe eng aneinanderschließender und einander vollkommen gleichwertiger terminaler Randzellen vermittelt wird (zitiert nach Kny).

Von der Entstehung der Luftkammern sagt Kny: „Trifft der Querschnitt die jüngeren Gewebepartien, so sieht man die benachbarten Zellreihen noch eng aneinanderschließen. Später trennen sie sich mehr und mehr voneinander, die Membranen runden sich an den früheren Berührungsflächen gegeneinander ab und die hierdurch entstehenden Interzellularräume füllen sich mit Luft.“ Kny nimmt also an, daß das erste

Anzeichen der entstehenden Luftkammer ein Spalt ist, der von außen nach innen fortschreitet, dieselbe also exogen entsteht.

Leitgeb (15, S. 9) ist hierin anderer Ansicht. Er schreibt wörtlich: „Die Bildung der Lufträume hängt innig mit der Art des Dickenwachstums des Laubes zusammen. Die unmittelbar hinter dem Scheitel liegenden Oberflächenzellen zeigen ebenso an der Dorsal- als an der Ventralseite in Oberflächenansicht quadratischen Querschnitt, und erscheinen an ersterer nach zwei aufeinander senkrechten Richtungen in Reihen geordnet. Man erhält dann in Oberflächenansicht ein aus quadratischen Maschen gebildetes Netz. Bald bemerkt man an den Ecken kleine Grübchen, welche dadurch entstehen, daß das Wachstum der Seitenwände der Außenzellen, insoweit als es sich in der auf der Dorsalfläche senkrechten Richtung vollzieht, in den Kanten geringer ist, als an den übrigen Stellen. Es entspricht daher der tiefste Punkt eines Grübchens dem (ursprünglich an der Oberfläche gelegenen) äußersten Punkte der verkürzt bleibenden Seitenkante und die das Grübchen umgrenzenden Wandstücke sind Teile der ursprünglichen Außenwände, resp. aus diesen hervorgegangen. Indem nun dieser Wachstumsvorgang noch weiter eingehalten wird, wird das Grübchen selbstverständlich vertieft. Nun erfolgt in jeder Zelle eine der Oberfläche parallele Teilung, welche ungefähr den die Grube umgrenzenden Teil derselben von dem Inneren abschneidet. Aus den so entstandenen Außenzellen geht nun das ganze, mit Lufträumen durchzogene Gewebe hervor. Vorerst wird durch das in gleicher Richtung fortschreitende Wachstum das Grübchen weiter vertieft und so zum Kanale.“ Soweit Leitgeb's Bericht. Zu dieser Theorie habe ich in meiner Marchantiaceenarbeit (20) Stellung genommen. Nach Leitgeb würde also auf die bereits vorhandene Decke des Gewebes eine neue Schicht aufgesetzt. Er ist unbedingt gegen jede schizogene Entstehung der Luftkammern. Wie sehr er von der Richtigkeit seiner Theorie überzeugt war, beweisen folgende Worte, die er als Zusammenfassung an den Schluß seiner Abhandlung stellte: „In Zusammenfassung der über die Bildung der Lufträume und Spaltöffnungen eben gegebenen Ausführungen ergibt sich also, daß die Luftkammern nicht im Gewebe durch Auseinanderweichen der Zellen entstehen, auch nicht durch eine von außen nach innen fortschreitende Spaltung, sondern daß sie Einsenkungen der Oberfläche darstellen, die dadurch gebildet werden, daß bestimmte Punkte der Oberfläche durch rascheres Wachstum benachbarter Partien überwachsen werden. Die so entstandenen grubenförmigen Vertiefungen werden später infolge des an der Oberfläche sich vollziehenden Breitenwachstums überdeckt, doch

bleibt in der Regel eine Öffnung noch erhalten, die eben die ‚Spaltöffnung‘ darstellt.“

Eine dritte Entstehungsart fanden Barnes und Land bei ihren Untersuchungen, die teils Vertreter der Ricciaceen, teils solche der Marchantiaceen erfassen (1). Sie schreiben am Schluß der Arbeit: „The air chambers of Marchantiales arise invariably by the splitting of internal cell walls, usually at the junction of the outermost and first internal layer of cells. Thence, in one type splitting proceeds outwardly and inwardly more extensively than laterally, and lateral enlargement of the chamber follows by growth; while in the other type expansion of the chamber is due to extensive inward splitting accompanied by growth. The origin of the air chamber is in all respects like that of intercellular spaces in the vascular plants.“ In dem einen Fall sollen also die Luftkammern exogen, von außen nach innen fortschreitend, gebildet werden, im anderen Fall soll ein Spalt unter der ersten Gewebelage, also ein Interzellularraum, die Entwicklung einleiten, der sich dann nach außen öffnet. Daß dies für die Marchantiaceen nicht zutrifft, habe ich kürzlich an ausgedehnten Untersuchungen (1929) klargestellt. Daß es auch bei den Ricciaceen nicht zwei Entstehungsmöglichkeiten gibt, zum mindesten nicht bei den von mir in Gießen untersuchten Riccien *R. natans*, *R. fluitans* und *R. glauca* u. a., werde ich im Laufe der Schilderungen darlegen. Barnes und Land untersuchten nur *R. natans* und *R. fluitans*. Sie schreiben von der Entstehung der Luftkammern bei diesen beiden Riccien: „The origin of both is certainly by internal cleavage, and it is quite evident that the air chamber is wholly unrelated to the sex organ pit.“

Pietsch (21) schließt sich bei seinen Untersuchungen an die beiden letztgenannten Autoren an und kommt zu dem Ergebnis, wie bereits eingangs erwähnt, daß die Luftkammern schizogen in ursprünglich festgefügttem Gewebe entstehen.

Juel (12) stimmt Leitgeb insofern zu als er schreibt: „ . . . man sieht hier kleine viereckige Zellen, stellenweise ein so regelmäßiges System bildend, als wenn es mit dem Lineal aufgerissen wäre. An einzelnen Stellen kann man da, wo vier Wände sich begegnen, schon einen kleinen Interzellularraum, den künftigen Kanal, entdecken.“ Über die eigentliche Entstehung der Luftkammern ist in der Arbeit nichts erwähnt.

Die anderen Arbeiten kommen teils zu exogener, teils zu endogener Entstehung. Eine einzelne Darstellung möchte ich mir für den zweiten Teil dieses Abschnittes vorbehalten.



E. v. Gaisberg (7) bearbeitete die Riccien hinsichtlich der Thallusausbildung und nimmt gegen die Unterteilung der Riccien in Euriccia und Ricciella Stellung (l. c. S. 262—265).

## B. Spezielle Darstellung der Verhältnisse bei den einzelnen Formen.

### a) *Riccia Bischoffii* Hübener.

Diese Art wurde von Kny, Leitgeb und Juel untersucht.

Kny fand, daß die Luftkammern durch Spaltung der Oberflächenzellen entstehen, die von außen nach innen fortschreitet.

Leitgeb ist, seiner Überwachungstheorie gehorchend, nicht für Spaltung. Er findet also, wie bei allen anderen Formen, daß ein Punkt der Oberfläche, der immer da liegt, wo vier Zellen mit ihren Wänden zusammenstoßen, von diesen überwachsen wird. Diese vier Zellen bilden dann durch weiteres Wachstum die Wände und die Decke der so entstandenen Luftkammer. Bestärkt wird er in dieser Ansicht durch die Tatsache, daß bei den Geschlechtsorganen auch eine Überwachung eintritt. Von der weiteren Ausbildung der Luftkammer sagt er (l. c. S. 17): „Es wäre möglich (was ich aber nicht glaube), daß sich derselbe (Kanal) da und dort durch eine nach innen fortschreitende Spaltung verlängern kann, gewiß aber wird dessen Verlängerung vorzüglich dadurch bewirkt, daß das Dickenwachstum des Laubes an der Dorsalseite vorerst durch die Oberflächenzellen vermittelt wird.“ Letztere teilen sich in zwei Zellen, von denen die unteren die spätere Kammerwand bilden, während die oberen sich noch einmal teilen und so eine zweischichtige Epidermis resultiert. Demnach besorgt von der ersten Teilung der Segmentaußenzellen an die innere Zelle das Dickenwachstum.

Juel (12) gibt eine genaue Beschreibung des anatomischen Baues. Die Luftkammern nennt er Lakunen. Die kleinsten dieser Lakunen würden von 6, die größten von etwa 15 Zellen begrenzt (im Flächenschnitt). Er zählt *Riccia Bischoffii* zu seiner Untergruppe Euriccia und nennt die Riccien mit großen geräumigen Luftkammern Ricciellen. E. v. Gaisberg (7) hat gezeigt, daß diese Unterteilung nicht berechtigt ist, da Übergänge zwischen beiden Typen vorhanden sind, so z. B. bei *Riccia californica*, *R. Delavayi*, *R. Dussiana*, *R. Bischoffii* und *R. Gougeltiana*. Dieser Feststellung schließt sich auch der Verfasser an.

Das Assimilationsgewebe hat bei *Riccia Bischoffii* in den Randpartien einen anderen Bau als im mittleren Teil des Laubes. Im Gegensatz zu anderen Lebermoosthallis sehen wir hier, wie sich das Thallusgewebe schon in nächster Nähe des Scheitels verschieden ausbildet.

Juel erklärt dies folgendermaßen: „Das kompakte Grundgewebe, das den Boden bildet, von welchem die Zellreihen der Assimilationsschicht emporsteigen, hat in allen Richtungen der Tangentialebene etwas stärker gewachsen als in den Assimilationszellen selbst, und diese haben sich dadurch in den Ecken abrunden können, um die viereckigen Interzellulargänge zu bilden. Das Entstehen der weiteren Lakunen scheint mir dagegen durch die Annahme eines ungleichmäßigen Wachstums erklärt werden zu können.“ Hauptsächlich durch starkes radiales Wachstum dürften die größeren Luftkanäle der Flügelpartien zustande kommen. Hierin stimme ich Juel bei. Soweit die Angaben über diese Form in der Literatur. Eine Nachprüfung dieser sich teilweise widersprechenden Angaben an Münchener Material ergab folgendes:

Die Luftkammern sind in der Mitte in der Regel nur von vier Zellen im Flächenschnitt umgeben, hier und da, besonders nach dem Rande hin kann ihre Zahl größer werden. Doch habe ich nie Kammern mit mehr als 8—9 Zellen beobachtet. Trotzdem bleibt *R. Bischoffii* eine Übergangsform von *Euriccia* zum *Ricciellatypus*, sodaß also eine Trennung in zwei Unterfamilien unnötig erscheint.

Die Luftkammern entstehen exogen aus einem keilförmigen Spalt. Einen solchen konnte ich auf guten Handschnitten, die mit Kalilauge aufgehellte wurden, stets beobachten. Der Spalt erweitert sich zur Grube. Leitgeb vermutete (vgl. S. 9), daß sich derselbe Kanal (Grube) durch eine nach innen fortschreitende Spaltung verlängern kann. Dies fand ich auch bestätigt. Es ist nämlich auffallend, daß in allernächster Nähe des Scheitels die jungen Grübchen sehr lang und tief, aber sehr schmal erscheinen. Eine nähere Untersuchung ergab, daß das kleine Grübchen sich bald in die nächstuntere Zellage hineinvertieft, ähnlich wie ich es für *Plagiochasma* (20, S. 197 unten) geschildert habe. Die äußerste Zellage wächst zu keulenförmigen Papillen aus, während die innere durch mehrere Zellteilungen die Wände der Luftkammer (Lakune) bildet. Es ist also hier bei *R. Bischoffii* insofern eine kleine Andeutung an die Komplexkammern von *Plagiochasma* und anderen vorhanden, als zwei embryonale Zellagen sich an der Bildung der Luftkanäle beteiligen, während es bei den „typischen“ *Marchantiaceen* z. B. *Fegatella*, *Lunularia* und *Marchantia* immer nur die äußerste Lage ist, die zur Anlage von Luftkammern und deren Nebenorganen (Papillen, Atemöffnung) prädestiniert ist.

#### b) *Riccia ciliata* Hoffm.

Diese seltene *Riccia*art wurde bis jetzt nur von Kny untersucht. Er behandelt diese Art nicht gesondert im Text, so daß also für sie

die oben genannten Ergebnisse auch gelten. Material zur Nachprüfung stand mir leider nicht zur Verfügung.

#### c) *Riccia bifurca* Hoffm.

Sie wurde von Leitgeb untersucht. Die Kammern entstehen auch hier exogen aus Gruben und sind lang und schmal. Die Wände tragen an ihrer Spitze als Abschlußzellen nach außen papillenartig über die Oberfläche hervorragende, dünnwandige Zellen. Diese Papillen sind breiter als die sie tragenden Kammerwände, so daß hier eine Verengung, ja gar ein Verschuß der Luftkammer stattfinden kann. Wir haben hier zum ersten Mal eine geringe Andeutung einer Deckenbildung, wie wir sie später bei den höherstehenden Formen finden werden. Wenn sich diese papillenartigen Zellen antiklinal teilen würden, so wäre dies der erste Schritt zu einer Deckenbildung, wobei ein Atemloch in der Mitte der Decke gebildet wird. Das Atemloch wäre also auch von Schließzellen umgeben, nur mit dem Unterschied, daß ihnen keine Verschlussmöglichkeit zukommt. Die papillenartigen Zellen verdicken sich an ihrer Basis und einem Teil der an sie angrenzenden Seitenwand. Der übrige dünnwandig bleibende Teil geht später zugrunde und nur der verdickte untere Teil bleibt erhalten. Dadurch werden die früher verschlossenen Ausführgänge wieder geöffnet.

#### d) *Riccia glauca* Linné.

Diese weitverbreitete Form wurde schon von Kny, Leitgeb, Pietsch und Campbell untersucht.

Der anatomische Bau ist derselbe wie der bei der oben besprochenen *R. bifurca*. Die Luftkammern haben hier die Form schmaler langgestreckter Kanäle. In Flächenansicht ist eine solche Luftkammer von vier Zellen begrenzt, die die obersten Zellen von vier Zellreihen sind. An ihren Seiten sind diese Reihen nur längs einer schmalen Berührungskante miteinander verwachsen. An der Spitze einer jeden sitzen blasenartig aufgetriebene farblose Zellen, die sich einander berühren und so eine Verengerung des Atemporus herbeiführen. Verschlossen wird dieser Porus nach meinen Beobachtungen nicht, man kann stets zwischen den Blasenzellen noch eine enge Öffnung erkennen. An älteren Gewebeteilen gehen diese Oberhautzellen zugrunde und die Kanäle erscheinen weit geöffnet.

Die Lage des Vegetationspunktes hat Pietsch genau studiert und bin ich hierin mit ihm einig. Er schreibt: „Man sieht ein, daß der Scheitel oben und vorn durch überwölbte Massen des Thallus und unten



durch die Ventralschuppen fast vollkommen eingeschlossen ist. Nur ein ganz schmaler Spalt stellt die Verbindung mit der Außenluft her.“ Eine große Schwierigkeit bei der Orientierung des Schnittes ist die Tatsache, daß der Scheitel fast immer im Stadium der Gabelung begriffen ist. Man kann dies jedoch im Flächenbild des intakten Thallus nicht erkennen. Will man daher in der Richtung der Scheitelfurche schneiden, wie man es bei den Marchantiaceen gewohnt ist, so wird man selten einen medianen Längsschnitt bekommen. Meiner Erfahrung nach sind Mikrotomschnitte recht ungeeignet zu solchen entwicklungsgeschichtlichen Studien. Dagegen sind die Verhältnisse auf Handflächen- und Handquerschnitten meistens deutlich zu sehen. Ich behandelte solche Schnitte kurze Zeit mit 10%iger Kalilauge. Das störende Chlorophyll wurde dadurch beseitigt und die in den Kammern enthaltene Luft machte ihren Verlauf sehr deutlich. Man kann auch die jüngsten Stadien der Luftkammern sehr schön erkennen und ihre ganze räumliche Ausdehnung verfolgen, während dies auf Mikrotomschnitten nur in beschränktem Maße möglich ist. Ferner bietet diese Methode den nicht zu unterschätzenden Vorteil, daß man das Objekt nicht peinlich genau zu orientieren braucht, um einen medianen Schnitt zu bekommen, sondern einen kleinen Spielraum läßt.

Die Entstehung der Luftkammern hat Pietsch sehr ausführlich untersucht. Er kam zu dem Ergebnis, daß dieselben schizogen in vorher festgefügttem Gewebe entstehen. Das bei Leitgeb erwähnte, aus quadratischen Maschen bestehende Netz in der Nähe des Scheitels deutet er anders und erklärt dies mit einer Figur, die er mit derjenigen Leitgeb's für identisch hält (l. c. S. 369, Fig. 7). Leitgeb verstand jedoch unter seinem Maschennetz die Stelle direkt über der Scheitelkante, an der noch keine Luftkammern, sondern nur die primären Grübchen zu sehen sind. Pietsch schreibt in seiner Arbeit: „Während aber Leitgeb in seinen Handschnitten nur Grübchenbildung annahm, sehen wir, daß es sich hier schon um fertige, tiefgehende Luftkammern handelt.“ Hierin kann ich Pietsch nicht beistimmen. Ich konnte auf solchen Schnitten stets mit Bestimmtheit nachweisen, daß es nur oberflächliche Vertiefungen (Grübchen) waren, die eigentlichen Luftkammern werden erst später durch Wachstum dieser Vertiefungen angelegt. Zur Nachprüfung der Entwicklung der letzteren machte ich Handschnitte, die zur Mediane senkrecht gingen. Man kann so auf einem günstigen Schnitt sowohl auf die Scheitelkante sehen, als auch die Entstehung der Luftkammern im Längsschnitt untersuchen. Die Verhältnisse gelten auch für die später zu besprechenden Formen, wenigstens die erste Anlage,

so daß ich auf Fig. 5 verweise. Die Scheitelkante ist hier eine hufeisenförmig gebogene Fläche; die jüngsten Luftkammern, oder besser Grübchen sind also bei hoher Einstellung im Längsschnitt zu sehen, während man bei tiefer Einstellung auf die Scheitelkante sieht. So kann man verhältnismäßig leicht unweit dieses Entstehungszentrums einen keilförmigen Spalt erkennen, der aber nicht die Stelle ist, wo ein Interzellularraum im Innern des Gewebes bereits vorhanden war; vielmehr hat dieser Spalt seinen Ursprung in einer Membrantrennung, die von außen bis zum Grunde der Zellen fortschreitet. Dieser Spalt ist anfangs sehr eng, wird aber mit dem zunehmenden Wachstum des ganzen Thallus breiter. Nach Pietsch entsteht er im Innern des Gewebes, und zwar an der Grenze eines Segments. Nach seinen Figuren zu schließen, entstehen die ersten Interzellularräume erst in beträchtlicher Entfernung von der Scheitelzelle; daß die Luftkammern nur an der Grenze von Segmenten entstehen können, ist weiter nicht zu verwundern, denn die ausgebildeten Luftkammern sind ja nur durch einschichtige Wände, eben die ursprünglichen Segmente, voneinander getrennt. Die Segmente teilen sich nicht mehr in der Richtung des Breitenwachstums des Thallus, sondern nur in der Richtung des Dickenwachstums. Infolgedessen stammen die ganzen vier Säulen, die eine Kammer begrenzen, von jenen vier Oberflächenzellen, die zwischen sich den bekannten keilförmigen Spalt entstehen ließen. Wir haben also hier eine einfache Kammerbildung, ähnlich wie bei den betreffenden Marchantiaceen (vgl. Orth, 1929, l. c. S. 155—175), im Gegensatz zu den später zu besprechenden komplexen Kammern, wie wir sie in allerdings wenig ausgeprägtem Maße bei *Riccia natans* finden werden.

Campbell (5) schließt sich an Leitgeb an, indem er schreibt: „In the former, a short distance from the growing point, the superficial cells project in a papillate manner above the surface. This causes little depressions or pits to be formed between the adjacent cells. The subsequent divisions in the papillae are all transverse, and this transforms each papillate surface cell into a row of cells which, as it elongates, causes the pits between it and the adjacent ones to become deep but narrow air-channels, so that in the older parts of the thallus the upper portion is composed of closely-set vertical rows of chlorophyll-bearing cells, separated by narrow clefts opening at the surface.“

Meine Darstellung der Entstehung der Luftkammern weicht von der Leitgeb's und Campbell's nur in der Deutung der allerersten Grübchenbildung ab. Nachdem ja diese Überwachungstheorie in meiner Marchantiaceen-Arbeit einer eingehenden Kritik unterzogen wurde, kann

ich mir es an dieser Stelle ersparen noch einmal darauf einzugehen. Im übrigen stimmen die Ergebnisse Leitgebs mit denen Campbells überein, so daß ich zusammenfassend über die Entstehung der Luftkammern sagen kann: Die Luftkammern entstehen bei *Riccia glauca* exogen als Grübchen, die sich von außen nach innen infolge Membranspaltung vertiefen. Es wäre hiermit die Theorie der Entstehung durch einen Interzellularraum widerlegt.

Fellner (6) studierte die Sporenkeimung bei *Riccia glauca*. Aus der Spore tritt ein Keimschlauch heraus, der zunächst farblos ist, später aber an seiner Spitze ergrünt. Dann trennt sich die Spitze des Keimschlauchs durch eine Querwand ab und erfährt weitere Zellteilungen, aus denen dann der Vorkeim hervorgeht. An der Spitze dieses Vorkeims tritt nun lebhaftere Zellteilung ein, „es bildet sich dadurch am Scheitel des Vorkeims eine mehr oder minder tiefe Grube, an deren seichterem Rande die Stelle der raschesten Zellvermehrung und somit der Scheitelpunkt des Pflänzchens liegt.“ „Die aus der Zellteilung am Scheitel hervorgegangenen Segmente wachsen sehr rasch in die Länge, überholen die Zellen der übrigen Oktanten (Die erste Zelle, die sich vom Keimschlauch abtrennte, teilt sich in zwei Zellen, von denen jede sich wieder in vier Zellen teilt, so daß ein kugelförmiges Gebilde, bestehend aus zwei Zellagen von je vier Zellen entsteht. In der oberen Lage wächst eine Zelle [Oktant] rascher als die übrigen, wodurch die erwähnte Grube gebildet wird. Der Verf.) und krümmen sich gegen die Rückenseite, wo sie zusammenstoßen und die schon gebildete Höhlung bedeutend vergrößern und so die Anlage jener Furche bilden, welche an allen entwickelten Sprossen an deren Rückenseite zu finden ist. Auch bemerkt man schon in diesem Entwicklungsstadium in der Seitenansicht zwischen den Endzellen der Segmente kleine mit Luft erfüllte Hohlräume, wie sie an älteren Sprossen in so großer Zahl und so überaus regelmäßiger Stellung gefunden werden. . . . Die ursprünglich gebildete Höhlung geht in eine Furche über, in deren tiefster Stelle der Scheitelpunkt liegt.“

Luftkammern werden also auch bei den Riccien bereits am Keimling angelegt, wie bei den Marchantiaceen, nur daß dort zuerst Atemgruben gebildet werden, bevor die eigentlichen Luftkammern auftreten. (Vgl. hierzu Orth, l. c. S. 191 und 199.)

#### e) *Riccia Warnstorffii* Limpricht.

Diese *Riccia* wurde ebenfalls von Pietsch untersucht. Die von ihm für die eben besprochene *R. glauca* geschilderten Verhältnisse gelten

auch für diese Form. In seiner Figur 9 b zeichnet er in der Nähe des Scheitels kleine Interzellularräume ein, die er für die jungen Luftkammern hält. In einer anderen Figur (9 a) aber sind mit Deutlichkeit jene keilförmigen Spalte zu sehen, die wir bis jetzt als die jüngsten Luftkammern festgestellt haben. Ich bin also auch hier davon überzeugt, daß Pietsch die erste Entstehung nur deshalb falsch deutete, weil er nur Mikrotomschnitte betrachtete. Trifft man nämlich auf solchen eine junge Luftkammer nicht genau median, so fällt entweder die Kammer selbst oder ihr — meiner Auffassung nach bereits vorhandener — Ausführgang nicht in den gleichen Schnitt hinein und ein endogene (schizogene) Entstehung ist vorgetäuscht. Gerade, weil der Thallus beim Mikrotomieren so schwer zu orientieren ist, halte ich also Pietschs Ergebnisse für anfechtbar. Es mag auch bei seinen Untersuchungen eine leichte Beeinflussung durch Barnes und Lands Arbeiten mit eine Rolle gespielt haben. Nun sind aber die meisten Figuren in der Arbeit von Barnes und Land mit Entschiedenheit zurückzuweisen, denn die meisten enthalten überhaupt keine Scheitelzelle oder nur eine mit Unrecht als solche angesehene Zelle, die aber mit Bestimmtheit keine solche gewesen ist. Zur Beurteilung des Alters einer jungen Luftkammer ist aber unbedingt das Vorhandensein einer einwandfrei als Scheitelzelle bestimmten Zelle notwendig, alle anderen Ergebnisse sind daher mehr oder weniger wertlos.

#### f) *Riccia sorocarpa* Bischoff.

*Riccia sorocarpa* wurde bisher nur von Kny (14) untersucht. Es gilt für sie das bei *Riccia Bischoffii* und *R. ciliata* Gesagte. Die Luftkammern entstehen exogen als kleine Grübchen.

Nach Müller (19) soll die Epidermis zweischichtig sein. Die oberste Lage wird von mammilösen, dünnwandigen, nur am Boden dickwandigen, leicht zerstörbaren Zellen gebildet. Es tritt dann die nächstuntere Zellage in die Funktion der Epidermis. Letztere besteht aus kubischen Zellen mit seitlich stark verdickten Wänden. Diese Feststellung ist zweifellos eine Täuschung. Die Epidermis (sofern man bei all den besprochenen Riccien überhaupt von einer Epidermis reden kann) ist nicht zweischichtig. Die Epidermiszelle ist, wie bei vielen anderen Riccien, kugelig und farblos und wird leicht zerstört. Die nächstuntere Zelle tritt dann in die Funktion der Epidermiszelle; sie ist aber nicht durch direkte Teilung aus der obersten Epidermiszelle hervorgegangen, sondern eine Grundgewebezelle, d. h. sie gehört dem assimilierenden Teil der Luftkammer an und enthält Chlorophyll. Ihre Form ist auch nicht kugelig, wie sie Müller nennt, sondern rundlich.



g) *Riccia fluitans* Linné.

Diese bekannte schwimmende Form hat schon zu zahlreichen Untersuchungen Veranlassung gegeben. Kny (l. c. S. 374) schreibt von *Riccia fluitans*: „Bei *R. fluitans*, besonders bei ihrer typischen, auf der Oberfläche stehender Gewässer schwimmenden Form, erweitern sich die luftführenden Räume des Parenchyms zu großen, allseitig geschlossenen Kammern, welche nur durch einfache Zellschichten voneinander getrennt sind. Soweit ich durch vorübergehende Beobachtung feststellen konnte, entstehen die Lufträume nicht durch eine stellenweise Resorption des fertig gebildeten Gewebes, sondern durch frühzeitiges Auseinanderweichen der ursprünglich eng zusammenschließenden aufrechten Zellreihen verbunden mit lebhaften Zellteilungen innerhalb derselben senkrecht zu einer bestimmten Ebene und einer entsprechenden Vergrößerung der Epidermis. Wahrscheinlich verdanken die Internodien dieser verhältnismäßig gesteigerten Flächenentwicklung des Gewebes ihre große, für die Riccien sonst ungewöhnliche Längsstreckung“.

Leitgeb fand, daß die Anlage der Luftkammern hier wie bei den übrigen Riccien stattfindet. Zur weiteren Ausbildung der Kammern bemerkt er: „Die Interzellularräume (aus den Grübchen hervorgegangen) werden aber hier zu weiten Höhlungen. In dem Maße aber, als diese Erweiterung stattfindet, bildet sich aus den an der Oberfläche gelegenen Zellen durch ein mit entsprechenden Zellteilungen verbundenes Breitenwachstum eine einschichtige, den Interzellularraum (die Luftkammer) nach außen abschließende Decke. Diese ist anfangs selbstverständlich über jeder Kammer geöffnet, und man bemerkt wenig hinter der Vegetationsspitze in Flächenansicht wie im Durchschnitte ganz deutlich den engen Ausführungsgang der oft schon ziemlich großen Luftkammer. Bei den auf festem Substrate wachsenden Individuen bleibt nun dieser Porus auch fortwährend erhalten; ja es treten in den sie umgebenden (vier) Zellen tangentielle Teilungen auf, welche, wie bei den Marchantien, eine Art Schließzellen abgliedern (Fig. 2), so daß die Spaltöffnungen ganz denen der Marchantien ähnlich sehen. Bei den auf dem Wasser schwimmenden Individuen aber lassen sie sich an älteren Gewebeteilen nur in den seltensten Fällen noch erkennen. Der Grund liegt darin, daß sie hier, obwohl wie dort angelegt, später verschlossen werden.“

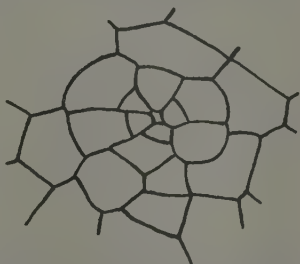


Fig. 2. Atemöffnung von *Riccia fluitans*, von der Fläche gesehen.

Auf einem Längsschnitt durch den Thallus erkennt man mehrere Lagen von Luftkammern übereinander. Nun ist aber bei der Landform von *R. fluitans* über jeder Luftkammer eine Atemöffnung deutlich zu erkennen, es kann sich also hier nicht um zusammengesetzte, komplexe Kammern handeln. In der Tat wird dieses Bild dadurch hervorgerufen, daß die Kammern schief verlaufen. Es werden dann natürlicherweise im Schnitt immer mehrere Kammern gleichzeitig getroffen.

Barnes und Land sprechen sich über die Weiterentwicklung der jungen Luftkammern bei *Riccia fluitans* nicht weiter aus. Die Entstehung derselben ist nach oben genannten Autoren eine endogene „by internal cleavage.“ Jedoch ist die beigelegte Figur unbrauchbar, da die Scheitelzelle fehlt; beide Forscher haben die von ihnen für die Scheitelzelle gehaltene Zelle selbst mit einem Fragezeichen versehen.

Pietsch behandelt *Riccia fluitans* sehr ausführlich und kommt zu dem bekannten Ergebnis, daß auch hier die Luftkammern endogen durch einen Interzellularraum entstehen. Er betont auch die großen technischen Schwierigkeiten, die die Untersuchung des Objektes beeinträchtigen. Seine Figuren sind alle sehr instruktiv, ich fand bei meinen Mikrotomschnitten die gleichen Verhältnisse und wollte mich mit der Meinung schon zufrieden geben, daß die Luftkammern tatsächlich endogen entstehen. Doch erwiesen sich die gefundenen Ergebnisse als falsch. Auf Handschnitten, die ich so orientierte, daß die Schnittfläche parallel zur Scheitelfläche ging, der Schnitt also den Thallus quer traf, lagen die Verhältnisse anders. Nach der S. 235 gegebenen Darstellung der Lage dieser Scheitellkante mußte ein solcher günstig geführter Schnitt 1. einen Aufblick auf die Scheitelzone gewähren und außerdem 2. die an den Flanken der Scheitelbucht entstehenden Grübchen im Längsschnitt treffen. Auf einem solchen Schnitt ist die Aufsicht auf die Scheitelzone selbst, allerdings durch die hier besonders enge Rinne, die von den beiden Flanken (Flügeln) des Thallus gebildet wird, nur in beschränktem Maße gut zu erkennen. Dagegen war die Entstehung der Luftkammern schön zu sehen. Die unmittelbar hinter dem Scheitel gebildeten Grübchen vertiefen sich in der bekannten Weise, indem sich die Membranen der Oberflächenzellen bis zum Grunde trennen. Diese Grube erweitert sich mit dem Wachstum des Thallus zur Luftkammer.

In Fig. 3 ist eine Aufsicht auf einen Thallus von *R. fluitans* gegeben. Die Luftkammern sind in der Mitte des Thallus stark in die Länge gezogen, während die Kammern an den Flanken viel breiter erscheinen. Dies ist wohl dadurch zu erklären, daß die an den beiden äußersten Stellen der Scheitellkante entstehenden Kammern durch das

an den Flanken des Thallus stärker entwickelte Breitenwachstum sehr in die Breite gezogen werden, während die unmittelbar hinter dem Scheitel entstehenden nur in die Länge wachsen können. (Vgl. auch die Hypothese Juels, l. c. S. 165, die die Entstehung der weiteren Lakunen bei *R. Bischoffii* als eine Folge des ungleichförmigen Wachstums erklärt.)

Die Luftkammern entstehen also auch bei *Riccia fluitans* exogen als kleine Grübchen, die sich zur Luftkammer vertiefen.

#### h) *Riccia crystallina* Linné.

Diese Riccie wurde nur von Leitgeb untersucht. Bei *Riccia crystallina* ist das ganze Laub von großen Lufthöhlen durchsetzt. „Im Alter der Pflanzen erscheinen nun diese weit geöffnet und es wird angenommen, daß dies dadurch geschehe, daß die ursprünglich die Decke der Höhlen bildende Oberhaut zerstört wurde. Dies ist aber nicht richtig. Die Lufthöhlen sind nämlich von Anfang an geöffnet und die Mündung derselben erweitert sich in dem Maße, als die Lufträume an Umfang zunehmen. Hier, schöner als bei irgendeiner Riccia, sieht man, wie die Bildung der Interzellularräume von außen nach innen fortschreitet. Sie erscheinen schon zunächst dem Scheitel als verkehrt kegelförmige Vertiefungen, die am Außenrande rasch weiter werden. Dies ist auch der Grund, warum bei dieser Pflanze selbst unmittelbar hinter dem Scheitel das quadratische Zellnetz mit den dunklen Partien in Flächenansicht nicht in die Erscheinung tritt“. (Leitgeb, l. c. S. 19.) Diese Schilderung ist die einzige in den Arbeiten Leitgeb's, in welcher er sich offensichtlich für eine Spaltung ausspricht, obwohl das Wort „Spaltung“ in seinem Bericht fehlt. Eine andere Deutung läßt sich aus seinen Worten wohl nicht herauslesen.

#### i) *Riccia Frostii* Austin.

Über diese Spezies liegt eine ausführliche Abhandlung von C. Black (4) vor. Die Autorin bestätigt die Überwachungstheorie Leitgeb's, indem sie sagt: „The air chambers originate by the upward growth of adjacent filaments surrounding a depression at their junction.

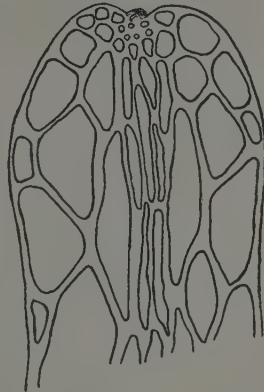


Fig. 3. Aufsicht auf einen Thallus von *Riccia fluitans* mit den verschieden ausgebildeten Luftkammern.

The mature air-chamber consists of a long, canal-like space separated by plates of chlorophyll-bearing tissue, one cell in thickness“. Zum Vergleich sei eine Figur aus der Arbeit wiedergegeben (Fig. 4). Mit *S* sei die Scheitelzelle bezeichnet. Die genannte Verfasserin, überzeugt von der Überwachungstheorie Leitgeb's, zeichnet unweit der Scheitelzelle Vertiefungen der Oberfläche ein, die durch Überwachung des zwischen den Zellen liegenden Punktes entstanden sein sollen. Zwischen dem 5. und 6. Segment ist in der Figur schon eine kleine Grube eingetragenen (*b*). Gerade an dieser Stelle läßt sich die Unrichtigkeit der Leitgeb'schen Theorie beweisen. Von der Scheitelzelle (*S*) aus bis zu dem eben genannten kleinen Luftraum (*b*) ist die Oberfläche schwach konkav, was aber nicht auf eine beginnende Überwachung zurückzuführen ist, sondern mit dem gleichmäßigen Wachstum der abgetrennten Segmente zusammenhängt. Auf dieser konkaven Fläche liegen (nach Leitgeb) alle Punkte,

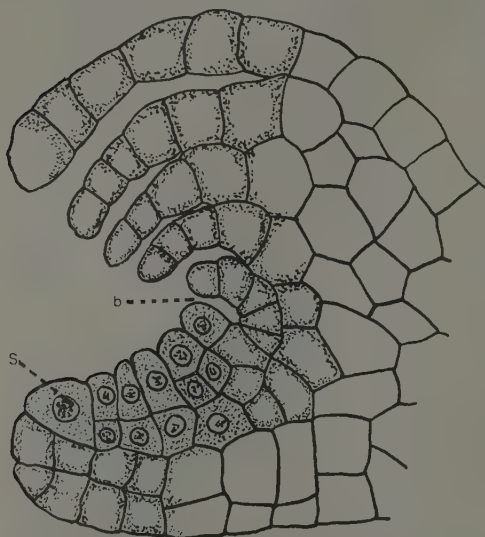


Fig. 4. Längsschnitt durch den Thallus von Riccia Frostii. „The origin of the airchambers is shown in the depressions between the cells.“ (Nach C. Black, 4, Fig. 6, Tafel 37). *S* Scheitelzelle, *b* jüngste Luftkammer.

die von den sie umgebenden Zellen überwachsen werden sollen. Der Boden der kleinen Kammer *b* lag aber auch einmal an der Oberfläche, d. h. die sie begrenzenden Zellen sind über sie hinweggewachsen. Die nächstjüngere Grube würde nun zwischen dem 4. und 5. Segment auftreten. Ihr künftiger Kammerboden, d. i. die jetzige Oberfläche, liegt aber bereits eine Zellage höher als der der nächstälteren Kammer. Träte eine Überwachung ein, so würde der Abstand zwischen dem Tiefpunkt der neuen und dem der nächstälteren Grube mindestens der gleiche bleiben; er würde noch zunehmen, wenn in den benach-



barten Zellen auch die Seitenwände (nicht nur die Außenwände) am Wachstum teilnahmen. In Wirklichkeit aber liegen die Tiefpunkte benachbarter Gruben auf gleicher Höhe. Dieser Befund ist mit der Leitgebschen Überwachungstheorie unvereinbar. Meiner Ansicht nach liegen die Verhältnisse anders. Die keilförmigen Vertiefungen unmittelbar hinter der Scheitelzelle sind durch Membranspaltung entstanden. Die konvexe Außenseite der um einen solchen Spalt liegenden Zellen rührt daher, daß durch das Aufhören der Spannung, die ursprünglich, als die Zellmembranen noch fest aneinanderschlossen, vorhanden war, der in der Zelle vorhandene Turgor die Außenwand dehnte und diese, physikalisch betrachtet, die kleinste Form, also die einer Kugel, einnehmen mußte. Freilich kann es sich hier nur um einen Teil einer Kugel handeln. Dieser Spalt vertieft sich nun bis zum Boden der beiden (bzw. vier) Zellen und hiermit ist bei unserer *Riccia* der schizogene Entwicklungsgang abgeschlossen. Die Vergrößerung der kleinen Kammer ist von nun ab ausschließlich Sache des Wachstums dieser Oberflächenzellen, wie dies ja klar aus der Figur von C. Black hervorgeht. Es ist also eine Kammerwand aus einer Oberflächenzelle entstanden, der Boden der ausgewachsenen Luftkammer ist auch der Boden des primären Grübchens gewesen. Diese Schilderung hat wohl bewiesen, daß die Beobachtungen Leitgebs und C. Blacks wohl richtig waren, nur falsch gedeutet wurden.

Die Luftkammern entstehen also auch bei *Riccia Frostii* exogen aus schizogen entstandenen Grübchen.

Miss Hirsh (11) schließt sich bei ihren Untersuchungen an R. Frostii den Ergebnissen Blacks an und hält die bereits von Barnes und Land abgewiesene Überwachungstheorie Leitgebs für richtig.

#### k) *Riccia natans* Linné.

Lewis (16) untersuchte *Riccia lutescens* und identifiziert diese Form mit *R. natans*, doch geht er nicht auf die Entwicklung des vegetativen Thallus näher ein.

*Riccia natans* ist für das Studium der Luftkammerentwicklung bei den Ricciaceen wohl am besten geeignet. Der Thallus ist von großen geräumigen Luftkammern durchsetzt, ihre Wände sind Zellflächen, nicht wie bei früher besprochenen Formen Zellreihen (Ausnahme *Riccia fluitans*). Betrachtet man einen auf Erde gezogenen (bei der Wasserform verschwinden am älteren Thallus die Atemöffnungen oder sind schwer zu erkennen) Thallus von oben, so erkennt man, daß nicht über jeder Luft-

kammer eine Atemöffnung sich befindet, sondern daß etwas mehr Kammern als Öffnungen vorhanden sind. Die Kammern liegen in mehreren Stockwerken übereinander und stehen miteinander in Verbindung. Goebel hat solche Kammern komplex genannt. Über ihre Entstehung ist schon viel gearbeitet worden.

Leitgeb stellte sich deren Entstehung folgendermaßen vor: „Die Spaltöffnungen werden unmittelbar am Scheitel als grubchenartige Vertiefungen an der Oberfläche sichtbar. Da das Spitzenwachstum durchaus dem der übrigen Riccien gleicht, beobachten wir auch hier an der Oberfläche ein quadratisches Maschenwerk und in den Ecken der quadratischen Zellen die Grübchen. Während bei jenen aber diese Anordnung auf weite Strecken erhalten bleibt, wird sie hier dadurch gestört, daß sehr bald in den Diagonalen der Quadrate Wände sichtbar werden, und daß an den Durchschnittsstellen dieser sekundären Wände nun neue Vertiefungen sich bilden. Wir sehen daher zwischen größeren (älteren) Grübchen auch kleinere (später gebildete) auftreten und es ist an nur wenig vom Scheitel entfernten Stellen dann nicht mehr möglich, die ursprünglichen nun freilich stark verzogenen Quadrate aufzufinden“.

Bei der Beantwortung der Frage, ob diese sekundär gebildeten Kammern auch mit den primär vorhandenen in Verbindung treten, begann Leitgeb die Scheidewände daraufhin zu untersuchen. Dabei fiel ihm auf, daß „diese Öffnungen besonders an den der Oberfläche parallelen Scheidewänden auftreten und namentlich an jüngeren Pflanzenteilen an der Laubfläche parallel geführten Schnitten leicht aufgefunden werden können. . . . Immer befindet sich an einer Scheidewand nur ein einziger Porus; er liegt aber nicht immer in der Mitte derselben, sondern ebenso häufig nach dem Rande hin.“

Weiter schreibt Leitgeb (l. c. S. 12): „Es kommt nun sehr häufig vor, daß unmittelbar nach Anlage der primären Grübchen und bevor noch eine Überwölbung derselben stattgefunden hat, zwischen den durch Teilung der primären Außenzellen entstandenen Tochterzellen nun Anlagen von Interzellularräumen in Form sekundärer Grübchen auftreten. Es kommen so zwischen größere, ältere Grübchen jüngere und kleinere zu liegen. Besonders schön sieht man dies bei *R. natans* und *Corsinia*. Da nun an ihnen ganz derselbe Vorgang stattfindet wie an den primären, so entstehen auch sekundäre Luftkammern, welche aber selbstverständlich nie soweit in das Gewebe hineinreichen können als die primären. In vertikalen Längsschnitten erscheinen sie als durch Spaltung primärer Scheidewände entstanden und namentlich auf Querschnitten

scheinen sie über den älteren Luftkammern liegend, und man erhält dann öfters Bilder, welche zwei übereinanderliegende Lagen von Luftkammern zeigen. Es können in gleicher Weise auch tertiäre Luftkammern entstehen.“

Barnes und Land (l. c. S. 205) fanden, daß die Luftkammern von *Riccia natans* „certainly by internal cleavage“ entstehen. Über die weitere Entwicklung der komplexen Kammern schreiben sie folgendes: „The system appears to be a complicated one; there is rapid enlargement of primary spaces, probably accompanied by secondary cleavage and partitioning of the chambers.“ Weiter S. 211: „Whether partitioning of the chambers occurs, as described by Leitgeb, by the outgrowth of cell plates in *Plagiochasma* and in *Riccioarpus*, we have not fully determined, though it appears probable; but the formation of the aerating system is mainly due to splitting and growth.“

Pauline Hirsh (11) findet zwei Entstehungsweisen der Luftkammern bei den Ricciaceen. 1. one by internal cleavage resulting in irregular air-spaces separated by plates of cells one layer thick, as in *Riccioarpus natans*; the other by the upwarth growth of filaments at righth angles to the surface of the thallus, forming narrow chambers of canals, as in *R. Frostii*.

Garber (7) stimmt bezüglich der Entstehung der Luftkammern Leitgeb bei, sodaß sich eine weitere Schilderung erübrigt.

Nachdem ich nun die über *Riccia natans* vorhandene Literatur zitiert habe, möchte ich zu eigenen Untersuchungen übergehen.

In Fig. 5 ist ein Schnitt durch die Scheitelregion dargestellt. Er ging durch einen Thallus, der gegabelt war, so daß zwei Scheitel getroffen wurden, und zwar quer zur Längsrichtung des Thallus. Es wurden so die Scheitelzone in der Fläche und die jungen Luftkammern im Längsschnitt sichtbar (vgl. S. 235 dieser Abhandlung). Bei X liegt die Scheiteltante, die nach meinen Erfahrungen aus 4—5 unter sich gleichwertigen Zellen besteht und hufeisenartig gebogen ist. Die Rinne ( $\delta$ ), die von den beiden Flanken des Thallus gebildet wird, ist hier breiter als bei anderen Formen; sie gestattet eine verhältnismäßig gute Aufsicht auf die Scheitelzone, das Entstehungszentrum der Luftkammern. Hier kann man das aus quadratischen Maschen gebildete Netz Leitgeb's schön studieren. Direkt hinter der Scheiteltante sind bereits jene kleinen Grübchen zu erkennen (an den Kreuzungspunkten der Zellwände im schraffierten Teil der Figur). Rechts und links dieser schraffierten Fläche sind die kleinen Grübchen im Längsschnitt zu sehen. Bereits kurz hinter der mit X bezeichneten Scheitelzelle sind jene keilförmigen

Vertiefungen deutlich zu erkennen, die sich weiter oben zu einer kleinen Grube erweitert haben. Diese primären Kammern wachsen in der bekannten Weise heran. Wenn sie eine entsprechende Größe erreicht haben, beginnt an ihrem Boden die Bildung der sekundären Kammern und zwar derart, daß sich die Bodenzellen in derselben Weise voneinander trennen, wie wir es bisher bei der Entstehung der primären Kammern gehört haben. Wir können bei diesen Vorgängen von einer ins Innere verlagerten Grubenbildung sprechen. Dies ist in Fig. 5 in der rechten Hälfte bei *K* dargestellt. Die Luftkammer hat nicht mehr die abgerundete Form wie bisher, sondern wird etwas eckig. Dies ist begründet auf der Weiterspaltung der Bodenzellen. Die sekundäre

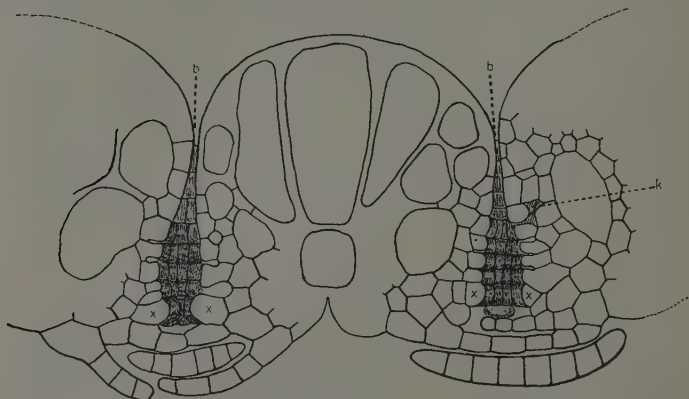


Fig. 5. Querschnitt durch einen gegabelten Thallus von *Riccia natans* mit Aufsicht auf die Scheitelzone. Erklärung im Text.

Kammer erweitert sich in derselben Weise und bleibt mit der Mutterkammer stets durch den schmalen Kanal verbunden. Da nun aber die sekundäre Kammer zumeist am Boden der primären Kammer entsteht, weniger zu deren Seiten, so folgt daraus, daß sie stets tiefer liegen muß als jene, entgegen der Feststellung Leitgebs, der ja die Entstehung ganz anders schilderte. Nach ihm liegt die sekundäre Kammer ihrer vermeintlichen Entstehung nach immer zwischen zwei primären. Dies ist nicht richtig, was auch schon Barnes und Land erkannt haben. Für *Corsinia* habe ich nachgewiesen, daß die primären Kammern in der sonst geschilderten Weise entstehen (vgl. Orth, l. c. S. 173). Komplexe Kammern finden sich hier überhaupt keine, dies beruht zweifellos



auf einer falschen Beobachtung Leitgebs. Barnes und Land haben wohl richtig gesehen, aber die eigentliche Entstehung falsch gedeutet. Sie nahmen nämlich an, daß die Zellen der Seitenwände stellenweise gespalten werden, daß aber die so getrennten Zellen zu Zellfäden auswüchsen und so die primäre Kammer unterteilen. Zur Erläuterung dessen verweise ich auf Fig. 6; bei  $p$  wächst eine Zelle aus, die die ursprüngliche Kammer unterteilt und einen teilweisen Verschuß herbeiführt (hierzu vgl. auch Orth, 1929, l. c. S. 184, Fig. 43).

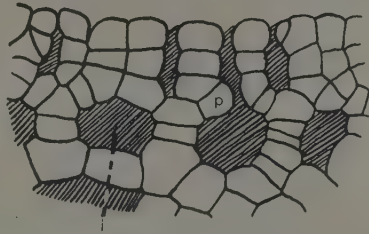


Fig. 6. *Riccia natans*. Older airchambers;  $i$  internalchamber. At  $p$  partial closure of passage by out growing cell.  
(Nach Barnes and Land, 1, Fig. 3).

### 1. *Tesselina pyramidata*, Dum. (*Oxymitra pyramidata* Bischoff bei Lindenberg).

Mit dieser Form nähern wir uns bereits sehr den Marchantiaceen. Prinzipiell ist ihre Anatomie ungefähr dieselbe wie bei *Riccia natans*, nur sind die Kammern schmaler und nimmt die Luftkammerschicht nur etwa ein Drittel der Thallusdicke ein, die übrigen zwei Drittel sind Speichergewebe. Bei *Riccia natans* nehmen die Luftkammern die ganze Tallusdicke ein. Die Kammern sind durchschnittlich vier- bis sechseckig und von 15 Zellen im Querschnitt umgeben. Die Atemöffnung ist mit Grenzzellen versehen, die an ihrer Spitze starke Membranverdickungen aufweisen. Die Kammern sind nicht komplex, denn über jeder Kammer befindet sich ein Porus.

Leitgeb gibt eine Beschreibung des Baues eines Thallus, in der es heißt: „Die Anordnung des Gewebes in der Nähe des Vegetations- scheidels gleicht vollkommen der der Riccien: An Querschnitten sieht man die von beiden Seiten her bogig den Scheitel überwölbenden Zellreihen, die sich öfters bis zur Berührung einander nähern und so wie dort trennen sich diese Zellreihen voneinander und bilden anfangs enge, langgestreckte, mit Luft sich füllende Interzellularräume. Bei den meisten Riccien bleiben diese Interzellularräume in Folge der unbedeutenden Längsstreckung des Gewebes unverändert erhalten, und auch die Zellreihen bleiben unverändert, nur stellen sie sich später senkrecht auf die Laubfläche. Bei *Oxymitra* erweitern sich die Interzellularräume zu weiten Lufthöhlen, die wenig hinter dem Scheitel ebenfalls senkrecht zur Dorsalfläche verlaufen, später aber, je nach dem Wachstum des

Pflänzchens sich entweder bogig nach den Seitenrändern neigen oder sich in der Richtung der Längsachse des Stämmchens schiefstellen, also auf Längsschnitten von rückwärts schief nach der Dorsalfäche aufsteigen. Macht man durch solche Sprosse Querschnitte, so werden dann selbst-

ver-  
ständ-  
lich  
mehrere

hintereinanderliegende Lufthöhlen durchschnitten werden und es hat den Anschein, als ob eine Luftkammer in mehrere übereinanderliegende Luftkammern geteilt wäre. Jede Lufthöhe erstreckt sich unmittelbar bis an die Oberhaut; vollkommen innere Luftkammern gibt es bei *Oxymitra* nicht. Jede Lufthöhle ist durch eine in der einschichtigen sie überdeckenden Oberhaut liegende Spaltöffnung

förmigen Vertiefungen zu erkennen, die sich weiter oben in der Figur bereits zur Grube vertiefen. Sie ergreifen nicht nur eine embryonale Zellage, sondern gehen auch noch in die zweite darunterliegende embryonale Lage hinein. Hie und da kommt es vor, daß auch noch eine dritte Lage „gespalten“ wird. Ist die kleine Grube in das Gewebe eingespalten, so beginnt das eigentliche Kammerwachstum durch wiederholte Teilungen dieser beiden embryonalen Zellen, die dann jene hohen Kammern entstehen lassen. Gleichzeitig beginnt die Anlage der Decke über der Luftkammer, indem sich die oberste Zelle antiklinal ein- oder zweimal teilt und nur ein kleiner Porus an ihrem Treffpunkt übrig bleibt (Fig. 9). Die Membranen der Schließzellen, d. h. der Zellen,

nach  
außen  
geöff-

net. Der Porus ist meist von 6 Schließzellen umgeben.“

In Fig. 7 ist die Entstehung der Luftkammern in der Übersicht, in Fig. 8 stärker vergrößert dargestellt. *S* bezeichnet die Scheitelzelle. Der Schnitt wurde parallel zur Thallusfläche geführt und ging durch den tiefsten Punkt der Scheitelzone. Links und rechts des Vegetationspunktes sind jene kleinen keil-

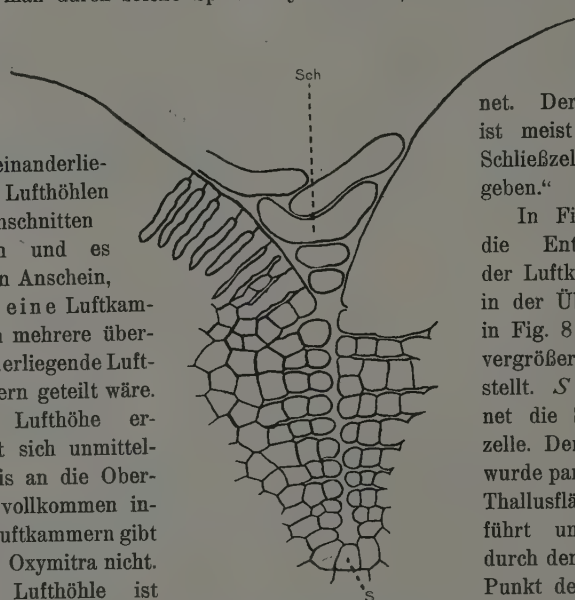


Fig. 7. Schnitt durch die Scheitelkante parallel zur Thallusoberfläche von *Tesselina pyramidata*. *S* Scheitelzelle, *sch* Ventral-schuppen.

die konzentrisch um die Öffnung herumstehen, sind charakteristisch verdickt (s. Fig. 10a u. b), wie dies bei anderen Marchantiaceen (*Clevea* usw.) auch vorkommt.

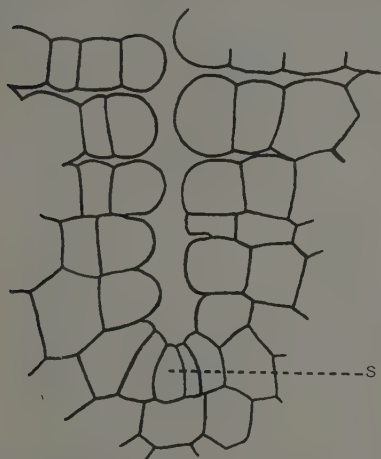


Fig. 8. Derselbe Schnitt wie in Fig. 7; die Zone um die Scheitelzelle bei stärkerer Vergrößerung. S Scheitelzelle.

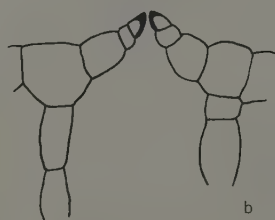
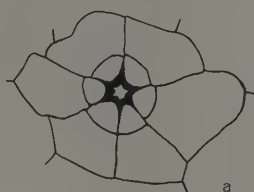


Fig. 10. a Atemöffnung am Thallus von *Tesselina pyramidata* mit sternförmiger Verdickung der Schließzellenmembranen. b Atemöffnung im Längsschnitt.

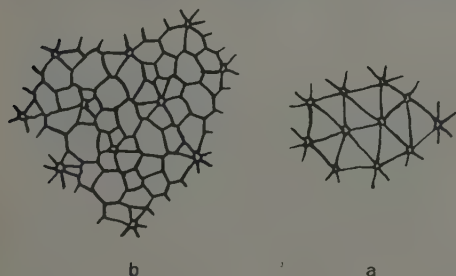


Fig. 9. a Oberflächenansicht des Laubes zunächst dem Scheitel mit beginnender Bildung der Spaltöffnungen bei *Oxymitra pyramidata*. b Oberfläche eines etwas älteren Laubstückes mit weiterentwickelten Spaltöffnungen. (Nach Leitgeb, 14, Tafel III, Fig. 11 und 12).

### C. Zusammenfassung der Ergebnisse und Ausblick auf die Marchantiaceen. Phylogenetische Betrachtungen.

An Hand von Neuuntersuchungen habe ich unter kritischer Berücksichtigung der Literatur zu beweisen versucht, daß die Ricciaceen in der Entstehung eines Teiles des vegetativen

Thallus sich vollkommen an die Marchantiaceen anschließen, es haben sich keine grundsätzlich abweichenden Verhältnisse finden lassen. Der Grund der bisherigen Unklarheiten und Verschiedenheiten lag in der unrichtigen Deutung des mikroskopischen Bildes.

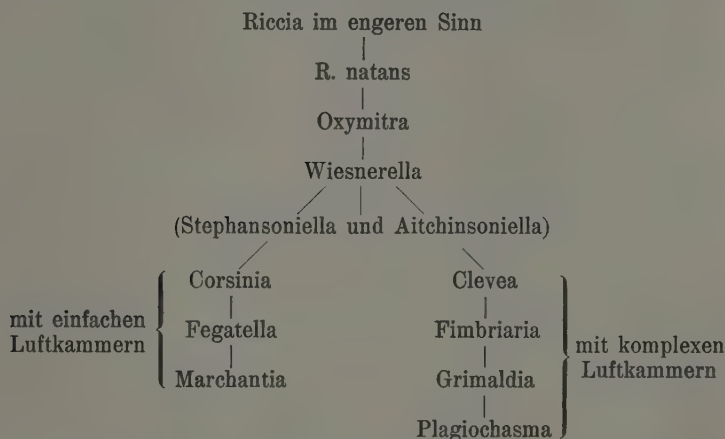
Juel teilte die Riccien in zwei Gruppen ein: 1. in die Untergattung Euriccia, bei der das Assimilationsgewebe aus säulenförmig aufsteigenden Zellreihen besteht, die miteinander verwachsen sind und 2. in die Untergattung Ricciella, bei der die Wände der Luftkammern keine Zellreihen sind, sondern Zellflächen. Stephani und Gaisberg heben jedoch mit Recht hervor, daß diese anscheinend sehr verschiedenen Typen durch Übergänge miteinander verbunden sind, eine scharfe Unterteilung in zwei Gruppen also nicht notwendig und unmöglich erscheint. Leitgebs umfangreichen Untersuchungen gemäß kann man eine deutliche genetische Reihe aufstellen, und zwar in der Reihenfolge vom niederen zum höheren: Riccia im engeren Sinne — Riccia natans — Oxymitra — Corsinia — Boschia — Marchantia. Diese systematische Gruppierung ist meist auf der Stellung und Ausbildung der Geschlechtsorgane begründet; durch meine Ausführungen kann man dieselbe Reihenfolge auch hinsichtlich der Ausbildung des vegetativen Thallus beibehalten. An Oxymitra schließt sich eng an Corsinia, die ihrerseits wieder die Verbindung zu den „typischen“ Marchantiaceen herstellt.

Meine Untersuchungen haben gezeigt, daß die Luftkammern der Riccien ausnahmslos exogen aus einem keilförmigen Spalt entstehen, der sich zur Grube vergrößert. Es wurden also dieselben Verhältnisse gefunden wie bei den Marchantiaceen, nur daß bei letzteren Marchantia und Preissia eine Ausnahme machen. Bei ihnen entstehen die Luftkammern endogen (vgl. Orth, l. c. S. 155—163).

Die Ausbildung der Luftkammern beginnt also bei den Riccien im engeren Sinn mit einfachen, schmalen und engen Kammern, die offen nach außen münden ohne Deckenbildung und Atemöffnung, verändert sich innerhalb dieser Familie noch durch die Ausbildung größerer Kammern und der Ausbildung einer Decke über diesen Kammern, aber ohne Differenzierung einer Atemöffnung, wird bei Riccia natans durch den Besitz einer wohlausgebildeten Atemöffnung und den Beginn der Fächerung der Luftkammern weiter entwickelt und durch Corsinia, bei der die Assimilation nicht mehr von den Kammerwänden, sondern von eigenen Zellen besorgt wird, die vom Boden der Luftkammer hervorsprossen, mit den Marchantiaceen verbunden. An die Stelle von Corsinia würden besser die beiden asiatischen Lebermoose Stephansoniella und Aitschinsoniella und die javanische Form Wiesnerella zu setzen sein, die eine Verbindung zwischen den Riccien und Corsinia herstellen, indem bei ihnen die Assimilation sowohl von den Wänden als von einzelnen Zellen, die aus diesen Wänden hervorsprossen, besorgt wird (vgl. Orth, l. c. S. 188/89 und Goebel (10), der bei Wiesnerella denudata



ähnliche Verhältnisse gefunden hat). Bei den ebengenannten, seltenen Lebermosen würde sich die phyletische Reihe gabeln und einerseits durch *Corsinia* zu den Marchantiaceen mit einfachen Luftkammern, andererseits durch *Clevea* zu den Marchantiaceen mit komplexen Luftkammern überleiten. Es ergäbe sich also folgender Stammbaum:



Wenn auch der Versuch einer Aufstellung eines phylogenetischen Stammbaums der Ricciaceen und der Marchantiaceen ein undankbares, wenn auch sehr interessantes Beginnen ist, so möchte ich doch am Schluß dieser Abhandlung einige kurze Betrachtungen anschließen.

Meiner Ansicht nach sind die Riccien die Vorfahren der heute höher organisierten Marchantien, sie sind also primitive Formen, keine reduzierten. Goebel bekennt sich nach wie vor, auch in der Neuauflage der Organographie, II. Teil: Bryophyten, Jena 1930, dazu, daß die Riccien reduzierte Formen darstellen, die in ihrer Entwicklung gehemmt wurden und die Folgen dieser Hemmung dann als Stammeseigenschaft beibehielten. Er begründet dies sehr einleuchtend hauptsächlich an der Ausbildung und Stellung der Geschlechtsorgane.

Wenn ich nun den Versuch mache, die Riccien nur nach der Ausbildung des vegetativen Thallus an den Anfang des obengenannten Systems einzuordnen, so möchte ich dies damit begründen.

Die Keimpflanzen der höherstehenden Marchantien erinnern in vielen Punkten an die primitive (reduzierte?) Organisation der Riccien. Es werden z. B. an der Keimscheibe zuerst nur flache Vertiefungen (Atemgruben) gebildet, die weder eine Decke besitzen, noch Atemöffnungen

aufweisen. Die Bildung einer Decke erfolgt erst später und zwar treten in derselben Art und Weise sukzessive jene Übergänge auf, wie wir sie bei der Besprechung der einzelnen Riccien kennenlernten (vgl. auch die Arbeit E. v. Gaisbergs).

Stellten die Riccien reduzierte Formen dar, so müßte es denkbar sein, durch geeignete Kultur die Riccien zu einer den Marchantien ähnlichen Thallusausbildung zu bringen, was bis jetzt noch nicht gelungen ist. Dagegen ist es gelungen, aus den Marchantien durch Etiolement ganz einfache, allerdings kränkliche und nicht existenzfähige Formen zu kultivieren, die 1. die Assimilatorenzellen einbüßten und 2. die Atemöffnung vereinfachten (vgl. Orth, l. c. S. 166, *Lunularia*), überhaupt allen „Luxus“, wenn ich so sagen darf, sein ließen. Die komplexen Kammern von *Fimbriaria Boryana* z. B. wurden durch Etiolement zu einfachen Kammern reduziert (vgl. Orth, l. c. S. 185/86).

Schließlich ist der Wissenschaft auch wenig gedient, sich hier über phylogenetische Dinge zu streiten, die zu klären der Mensch nicht berufen ist. Die Hauptsache ist, all die bekannten Formen in eine möglichst vollständige Reihe einordnen zu können, sei es, ob man in ihr *Marchantia* als die Ursprungsform und *Riccia* als die Reduktionsform dieser betrachtet, oder ob man in ihr vom gegebenen einfachen Bau der Riccien zum komplizierteren Bau der *Marchantia* aufsteigt.

Mit dieser Abhandlung und meiner gleichnamigen Marchantiaceen-Arbeit glaube ich eine lange Streitfrage ihrer Erledigung zugeführt zu haben, die mit Leitgebs Arbeiten begann und mit Pietschs Ergebnissen einen vorläufigen Abschluß fand, aber trotzdem noch nicht einwandfrei geklärt war. Der Ruhm, als erster das Richtige gefunden zu haben, gebührt ohne Zweifel dem Altmeister Leitgeb, der mit unglaublicher Sicherheit und Beobachtungsgabe, dazu noch mit einfachen Hilfsmitteln, die Verhältnisse klar erkannte, nur etwas zu theoretisch zu erklären suchte. Im Grunde genommen hatte Leitgeb Recht mit seiner Überwachungstheorie, denn der Boden des kleinen, aus einem keilförmigen Spalt hervorgegangenen Grübchens wird später immer tiefer ins Gewebe hinein versenkt, freilich nicht durch sekundäre Spaltung, sondern durch Wachstum der Kammerwandzellen in Richtung der Thallusdicke; es ist aber keine Überwachung eines Punktes, der ursprünglich an der Oberfläche gelegen war, wie dies Leitgeb angenommen hatte.

München, den 6. Juli 1930.

#### 4. Literaturverzeichnis.

- 1) Barnes and Land, Bryological papers, the origin of air chambers. Bot. Gaz., Vol. 44, p. 197—213, 1907.
- 2) Bischoff, G. W., Bemerkungen über die Lebermoose, vorzüglich aus den Gruppen der Marchantieen und Ricciaceen. Acad. Caes. Leop., Nova Acta XVII, p. 909 bis 1088, 1835.
- 3) —, Lehrbuch der Botanik, III, 2. Teil, Stuttgart 1840.
- 4) Black, Caroline, The morphology of *Riccia Frostii* Aust, Ann. of Bot., Vol. 27, p. 511—528, 1913.
- 5) Campbell, D. H., Mosses and Ferns. Macmillan and comp., 1905.
- 6) Fellner, Ferdinand, Keimung der Sporen von *Riccia glauca*. Jahresbericht d. acad. naturwiss. Vereins, Graz. 1. Jahrgang, S. 41—46, 2 Tafeln.
- 7) Gaisberg, E. von, Beiträge zur Kenntnis der Lebermoosgattung *Riccia*. Flora, 114, 1921, S. 262—277. (Abdruck der gekürzten Originalarbeit, letztere befindet sich im Bot. Institut der Universität München.)
- 8) Garber, J. F., The life-history of *Ricciocarpus natans*. Bot. Gaz., Vol. 37, p. 161—177, 1904.
- 9) Goebel, Karl von, Organographie der Pflanzen, II. Teil Bryophyten. 3. Aufl., 1930.
- 10) —, *Wiesnerella denudata*. Ann. de Jardin Bot. de Buitenzorg, Vol. 39, p. 97, 1928.
- 11) Hirsh, Pauline E., The development of air chambers in the Ricciaceae. Bull. Torrey Bot. Club, Vol. 37, p. 73, 1910.
- 12) Juel, O., Über den anatomischen Bau von *Riccia Bischoffii*. Hub. Svensk. Bot. Tidskr., Bd. 4, p. 160—166, 1910.
- 13) Kieser, Grundzüge der Anatomie der Pflanzen, bei Lindenberg zitiert (nach Kny).
- 14) Kny, L., Über Bau und Entwicklung der Ricciaceen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 5, S. 364—386, 1866—67.
- 15) Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose, Heft 4, 1883.
- 16) Lewis, C. R., The embryologie and development of *Riccia lutescens* and *Riccia crystallina*. Bot. Gaz., Vol. 41, p. 109—138, 1906.
- 17) Lindenberg, J. B. W., Monographie der Ricciaceen. Acad. Caes. Leop., Nova Acta, S. 361—504, 1836.
- 18) Micheli, Nova plantarum genera juxta Turnefortii methodum disposita. 1729. Zitiert bei Kny.
- 19) Müller, Karl von, Die Lebermoose. In Rabenhorsts Kryptogamenflora, Bd. 6, 1. 1906—11, die Ricciaceen.
- 20) Orth, Reinhard, Vergleichende Untersuchungen über die Luftkammerentwicklung der Marchantiaceen mit Berücksichtigung ihrer Infloreszenzen, Flora 124, S. 152—203, 1929.
- 21) Pietsch, Wilhelm, Entwicklungsgeschichte des vegetativen Thallus, insbesondere der Luftkammern der Ricciaceen. Flora 103, S. 347, 1911.
- 22) Schmidel, Icones plantarum et analyses partium etc. Editio II, 1782.

# The range of structural and functional variation in the traps of *Utricularia*<sup>1)</sup>.

By Francis E. Lloyd.

Dedicated to K. Goebel.

With 13 figures in the text.

„In der That, man mag die Utricularien betrachten in welcher Beziehung man will, stets wird man finden, daß sie zu den interessantesten Pflanzenformen gehören, mag es sich nun handeln um ihre Morphologie, Anatomie oder Biologie.“

K. Goebel, Morphologische und Biologische Studien. V. *Utricularia*.

Ann. jard. bot. Buit. 9:41, 1891.

Somewhat over a year ago I published an account of the mechanism of the trap in *Utricularia gibba*, in which it was shown that, although it is a watertight system (Brocher, Merl, Czaja) there was no adequate explanation of how this watertightness is achieved. The necessity for some such explanation had not indeed been overlooked. Brocher (1911) postulated a plug of mucilage and thought that he had observed it. He was, however, mistaken in this. Previously to this the door, in co-operation with the threshold (Widerlager, Collar) had been thought to act as a valve merely, permitting the entrance of sufficiently small animals and plants, but effectively preventing their exit (Goebel, Meierhofer, etc.). Czaja, though realizing the difficulty of harmonizing this condition with that of maintaining a reduced pressure of water within the trap, sought to show that the necessary watertightness is attained merely by the thrust of the outer surface of the dooredge downwards against the threshold. He accordingly found evidence of bending-in of the door somewhat above the lower free edge, as shown in his figure. But this description left out of account the necessity of some mechanical contrivance to take up the inward thrust of the edge of the door, due to the inward pressure of the outer medium procured by the condition of tension in the walls resulting from the exhaustion

---

1) Presented at the Fifth International Botanical Congress, Cambridge, 1930.



by them of water from the trap (Merl, Czaja). That such necessity prevails follows from the consideration that on releasing the door edge by pressure on the bristles, the pressure of the outer water flexes the door suddenly and pushes it rapidly inward through an angle of amplitude depending on its structure and behavior<sup>1</sup>). There must therefore be some means of resisting the movement of the door until the water pressure is increased far beyond the limit necessary to achieve initial flexure.

Withycombe thought this to be the case, and held the outer or forward edge of the pavement epithelium (so named by Goebel) to furnish a resisting surface; he thought also to have seen the mucilage which serves as a seal to make the door watertight. But though correctly recognizing both these necessities, he was mistaken in his observations. It was at this point that my own interest began and I examined *U. gibba* L. and *U. vulgaris* L. exhaustively to determine the behavior of the door. Living vigorous ma-

terial was used exclusively. I (1929) found the following: (1) the free edge of the door when the trap is in the condition of unstable equilibrium or „set“, rests against an outwardly facing ridge of the pavement epithelium, which is not flat but so curved as to furnish a raised-up resistant surface. Since

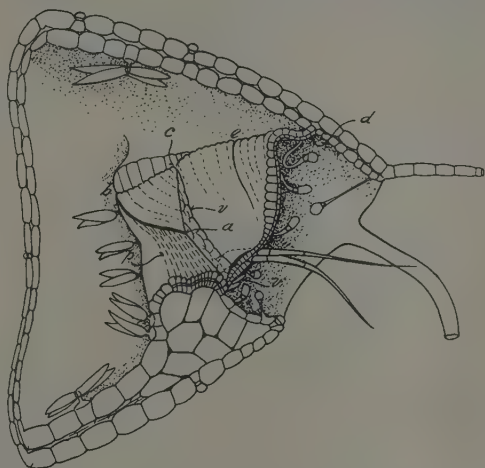


Fig. 1. The door mechanism of the trap of *Utricularia gibba* in sagittal section, the door in the closed position. *dav*, the free edge of the door; *ba*, the lateral extension of the door edge crossing the threshold; *av*, the part of the door edge which rests against the upturned face of the pavement epithelium; *vv*, the velum, a membrane arising by exfoliation of the cuticles of the pavement epithelium; *ca*, the fold of the door blocked by the velum. Downward pressure on the tripping bristles brings the middle of the thickened door edge or weal into the position indicated by the broken line, when the trap is sprung.

1) There is, I believe, no evidence that the door is an irritable structure and that the tripping bristles are sensitive hairs, as held by Ekambaram. None of the species closely similar to *U. flexuosa* possess a "short cell" in the tripping bristles nor has such been recorded for *flexuosa* itself, which was studied by Goebel.

the edges of the door, because of the embryonic development of the trap (Meierhofer) must traverse the lateral extensions of the threshold (*ba*, fig. 1) the resistant ridge is effective only in the middle region of the door edge (*av*, fig. 1). Elsewhere, viz. along the upturned lateral extensions of the threshold the outer surface of the door is applied to the pavement epithelium and there results a fold extending from *c* to *a*, fig. 1. Thus a reentrant angle is formed between the door surface and the threshold on each side of the same, through which water could readily enter. That it does not in fact do so is explained by the presence of a membrane, the velum, which receives

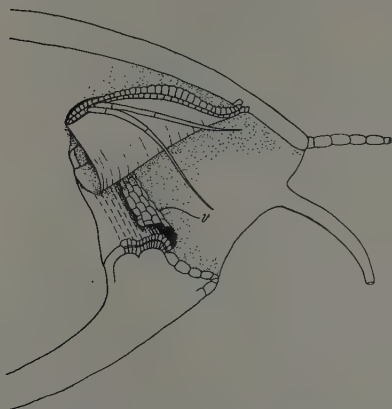


Fig. 2. The same, with the door in the widely open position. The velum (*v*) is now relaxed and loosely overlies the pavement epithelium.

the thrust of the water. This membrane (*v*, fig. 1) is attached to the outer edge of the pavement epithelium (*p*, fig. 1) and extends between the horns of the curved threshold to make a complete curtain between which and the pavement epithelium the free edge of the door lies when the trap is set. The re-entrant angles (*ca*, fig. 1) occurring between the folds of the door and the threshold are also blocked in this way. The origin of this veil is found to be the common exfoliated cuticle of the pavement epithelium which, since the observation of Goebel (1891),

has been known to be composed of closely packed three-celled glandular trichomes. It is a delicate and highly diaphanous membrane which, if the door is removed, falls back more or less into its original position sufficiently to escape observation (*v*, fig. 2). Indeed only once has it been observed, viz. in *U. flexuosa*, as recorded in a drawing made by Giesenhagen, published by Goebel as his figure 117b, pl. 15, 1891. Goebel makes no reference to this detail in the text or in the legend to the figure.

If examined when the trap is set, the membrane is still more difficult to see, because it is closely appressed to the door edge (*v*, fig. 1). I have been able, however, to photograph it in this position

in both *U. gibba* and *U. vulgaris* (Lloyd 1929). I have also been able to photograph the edge of the door in the set position as from the inside of the trap through a window cut in the wall in a suitable place, having previously found that the position taken by the door is independent of the position of the walls of the trap (contra Brocher). If, however, the threshold and door are cut, as they must be in making sagittal sections, there is a release of tissue tensions which always disturbs the normal positional relations of these parts. I have also made use of silhouettes, obtaining these by photographing entire traps in strong transmitted light, and such photographs, while not always equally useful, are often convincing.

It is of significance, as indicating the effectiveness of the veil, when one springs a trap when immersed in 2N sucrose solution so that it becomes partly filled with this high concentration, that the movement of water through the walls is reversed and the bladder becomes strongly expanded. It must be supposed that the concentration of the sucrose on entering the bladder is reduced at least 50%, probably rather more. The expanded condition is maintained for a long time, indicating little or no leakage, as indeed Merl (1922, p. 79) concluded from a similar experiment, using glycerine. Correlated with the mode of action of the door is its structure, many details of which have been known since Cohn, Büsgen, Goebel and Meierhofer. The cell walls, as is well known, afford a large degree of pliability — those of the inner course being deeply bowed into springlike form tangentially and radially. The material of the walls is highly elastic, and has the physical character which permits much bending with complete recovery to an extent rarely exhibited by plant tissues. The door has indeed a cartilaginous or rubbery consistency. In addition to the curved hinge ( $\alpha$ , fig. 1) approximate to the wall to which the door is attached, there is a second hinge consisting of a thin round area somewhat below the middle point of the door and just above the much thickened zone, or weal, forming its lower edge. This weal extends only so far as the edge of the door becomes applied to the outer edge of the pavement epithelium. Where it crosses this ( $\alpha$ , fig. 1) the weal fails, thus assuring ease of bending. The stiffness of the weal permits the tripping action achieved by pressure on the tripping bristles and is not a mere guarantee against tearing (as thought by Merl) but, as Goebel (1891, p. 105) rightly supposed, plays a rôle in closing the door, though not this alone. The bristles are inserted in the upper edge of the weal just below the central hinge and thus are in position to serve as levers, the central hinge serving

as a fulcrum. The springiness of the door is an attribute partly of the turgor of the cells and partly of the elasticity of the walls, as seen in the accompanying figure (fig. 3a) which shows the position of the living door when set free from the restraint of its form and attachment, and the same after plasmolysis, in the case of *U. reniformis*. In the latter position it is far in advance of its normal position in the set trap. It is for this reason that the trap may remain set even after death as I have found after poisoning with toxic stains (e. g. Ruthenium Red), and may even be tripped, when the closing reaction may take place almost as in life, if more slowly. When the normal door is tripped and the inpressing water pushes it inwards it folds along the axial line, the bristles being laid in the fold (Ekambaram, 1916), as shown in fig. 2. Folding in the opposite sense along lines parallel to the lateral extensions of the hinge (*b c*, fig. 1) also takes place, since there is no bending of the door precisely along the line of attachment (Lloyd, 1929). This results in a sectorial shaped opening, and not in a mere lunate slit, as some have thought.

The threshold is a good deal more complicated than heretofore supposed. As seen in a sagittal section of the whole trap the pavement epithelium is curved so as to present a surface upturned toward the outside of the trap, thus affording the pressure line. This receives the edge of the door and resists its inward thrust (fig. 1)<sup>1</sup>). To the cells further out there is attached the veil, composed of a series of bladdery expansions of their cuticle, with the attached membrane, the exfoliated cuticle of nearly the whole of the pavement epithelium, some remains of which remain attached also to the most inwardly placed cells. From these cells however, the membrane breaks loose and becomes free to move forward in front of the door edge. As this moves from its flexed position, it sweeps the membrane before it until it comes to rest in a pocket included between the membrane and the outwardly facing pavement epithelium. It may be here remarked that the exfoliation of the cuticle is a character common to all the three-celled glandular trichomes found in *Utricularia* and the behavior of the glandular cells of the pavement is therefor a special case of a more general behavior<sup>2</sup>).

1) Luetzelburg's sketch (1910, fig. 46) of the trap of *ochroleuca* is perhaps the most nearly correct of published drawings in indicating the position taken by the door edge when the trap is closed.

2) Büsgen, 1888. The origin of the mucilage in the terminal cells of the glandular trichomes in *Utricularia* is the same as in the mucilage cells of the



We recognize therefor three transverse zones in the pavement epithelium, (a) an outer zone to which is attached the veil, (b) a middle zone which supplies the ligne d'appui and (c) an inner zone which bears remains of the torn away velar membrane. In another species (*U. sp.* Hoehne 3070, my no. 14) these cells behave somewhat otherwise, as will be pointed out beyond.

Without going into the details of those structures of the trap with which we are not here concerned, we may now examine typical examples of some twenty odd species which I have studied comparatively in order to determine how far the behavior above described for *U. gibba* and *U. vulgaris* is common to them. It is well known from previous studies (especially of Goebel) that there are many more or less superficial or secondary differences in form and structure. Of the 24 species, four<sup>1)</sup> conform to *gibba* so completely that only comparisons of other characters (size, shape, character of glandular trichomes, etc.) can enable one to distinguish them. Beyond the above description, they require, therefore, no further remark.

Very similar is the *vulgaris* type, which differs from that of *gibba* in the absence of overhanging wall above and in front of the door. Of nine species in this class, four conform fully<sup>2)</sup> as regards the points under consideration. Five species, however, present an important difference in the shape of the threshold and in the position

---

Cacti, etc. as described by myself (Lloyd, 1919). While at Cambridge my attention was directed by a local bookdealer to a MS. with the following title page: "The hair structures of the bladders of *Utricularia vulgaris*, a dissertation by R. E. Fry." It was undated, but was written in 1891 — the Author refers to the then recently published 1891 paper of Goebel. The paper indicates that the author, evidently a student at the time, had an unusual knowledge of his material. In the course of his remarks he describes the "pavement epithelium", saying "the whole of this secretes mucilage the cuticles of the hairs being raised in a mass". His illustration, while vague in regard of detail shows the membrane remaining attached to the forward edge of the pavement epithelium, but it is quite evident that he did not regard this as a constant character nor did he understand how the door behaves in relation to the threshold.

1) No. 2 *U. diploglossa* Welw. (Chibipopo (river), S. Rhodesia); No. 13 *U. pallens* St. Hil., Brazil; No. 21 *U. resupinata* B. D. Greene, Nova Scotia, and No. 27 *U. sp.* unidentified, Portuguese E. Africa, collected by Miss E. Stephens.

2) My No. 3 *U. subulata*, L. collected at Victoria Falls, S. Rhodesia, 1929, and from Nova Scotia (my No. 20); No. 15, *U. oligosperma*, St. Hil., Butantan, Brazil, Hoehne 95; No. 18 *U. nervosa*, S. Web., Hoehne 442; and No. 28 *U. intermedia* Hayne.

the pavement epithelium<sup>1</sup>). In these, the plane of the threshold surface is so rotated as to make a steeper angle with the axis of the entrance

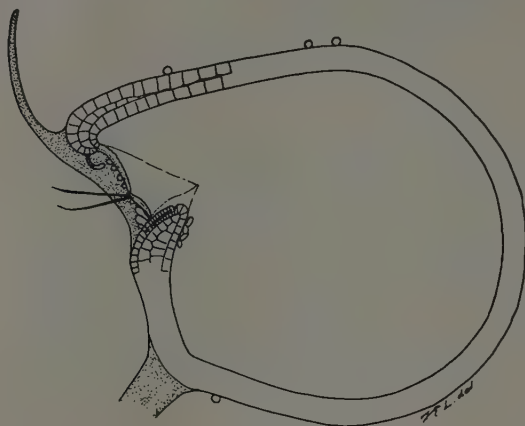


Fig. 3. *U. reniformis*.

trap is more massive than in *vulgaris*, especially above the door; it may be inferred that the vigor of action of the lateral walls varies

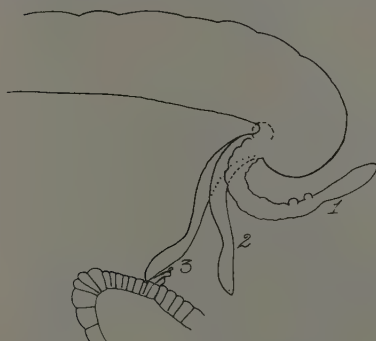


Fig. 3a. *U. reniformis*. The position of the door in the living trap (1) when set free by parallel lateral cuts; (2) when plasmolysed and (3) the normal position in the set trap.

in such a manner that the whole surface of the pavement epithelium faces outwardly (figs. 3, 4). It has no double curvature as in *gibba* or *vulgaris*, which is unnecessary in view of the position of the surface. The veil is the same as in all species.

The wall of the

directly with the thickness. If so, the resistance required to keep the door in check must be greater in these forms: this is met by the extent and obliquity of the pavement epithelium. The door presents also certain differences in a greater thickness nearer its wall attachment and a more massive weal. von

1) Nos. 7, 19, 24 and 25 *U. reniformis* (fig. 3); No. 9 *longifolia* Gardn. (fig. 4); No. 10 *montana* Poir.; No. 17 *Lundii*, D. C.; and No. 26 *Endresii* Reichen. f.; all Brazilian. Nos. 7, 19 and 10 were studied in the

living condition at the University College Southampton and at Trinity College, Dublin, and my appreciations for courtesies extended by Professor Mangham and Professor Dixon are here expressed.

Luetzelburg's figure of *U. reniformis*, quoted by Skene (1910, p. 182), is certainly incorrect as to the structure of the door. The tripping hairs are shorter and spread radially. The action of the trap is, so far as

one can judge, quite similar to that of *vulgaris*, as Darwin observed, but there may be energy differences difficult to estimate. By the study of living material<sup>1)</sup> I satisfied myself of the essential similarity otherwise of this trap to that of *gibba* and *vulgaris*. The species in

question are terrestrial, so called, growing in wet moss, debris, etc. and some of them are among the most impressive in point of size (as to their scapes, flowers and leaves) and have been long in cultivation. The traps are not, however correspondingly large, as even the largest species may have very small traps. There are differences in re-

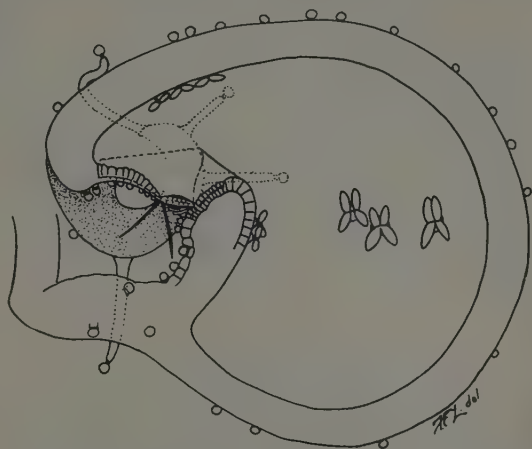


Fig. 4. *U. longifolia*, a species very similar to Luetzelburg's *U. Glückii* (1910, figs. 22, 23).

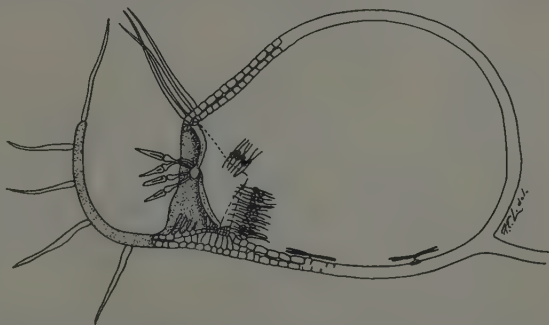


Fig. 5. An unnamed Brazilian species similar to if not identical with *U. elephas* Luetz.

1) Professor Watkin of the University College, Southampton, has kindly grown for me a plant with its stolons developing in water. I was able to examine the traps in living condition recently and found confirmation of my earlier conclusions.

spect to the armature of antennae and glandular hairs about the entrance and on the outer surface of the door which are of secondary importance and need not receive consideration here.

The type to be next considered is similar essentially to but superficially widely divergent from the *gibba* and *vulgaris* forms. This is a Brazilian species (Hoehne, 3070) very like Luetzelburg's *U. elephas* and *U. purpurea* (Goebel, 1889). It is a freely floating and unnamed or at least unidentified species and no. 14 of my series. It has numerous branching stolons with no leaves and very numerous traps which, to use von Luetzelburg's phrase, look as if they were upside down, as they have no antennae, but are provided with a horn or proboscis-like projection from the lower lip of the entrance (fig. 5).

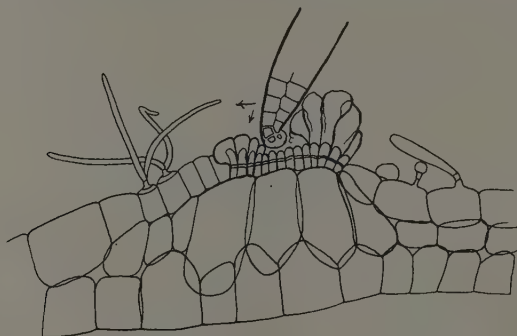


Fig. 6. The same as in fig. 5 showing in larger detail the structure of the threshold and the edge of the door.

The threshold is very low, raised only a little above the general level of the floor of the trap which is scarcely curved longitudinally.

The pavement appears flat and parallel to the axis of the entrance.

There is a veil with nothing to distinguish it from

that of the other species, but the innermost zone of cells retain their cuticles (fig. 6). These, by swelling up without breaking, offer a ridge against which the edge of the door can direct its thrust. The door is hinged rather far forward, and is provided just above its middle point with a large spherical tubercle from which spring peculiarly shaped glandular trichomes (Goebel, Luetzelburg). The door is dimpled just below this, and the lower part of the door is in the form of a thickened weal which is not sharply delimited. The lower edge of the door is turned forward to form a bead which takes up the thrust of the door edge against the resisting inner zone of cells (fig. 5). The door is large and the entrance capacious. The prey was found to include quite large forms (crustacea, etc.). There are no tripping hairs. It can be argued in the absence of direct observation that the initial displacement of the



door edge on springing the trap is caused by impact against the tubercle or the lower part of the door, the dimple constituting a weak spot, where the fold resulting in opening may readily be initiated.

The next type is exemplified by *U. Kirkii*<sup>1)</sup> collected by me in S. Rhodesia (my No. 5). This is a terrestrial form. The stolons were found growing in a very dense substratum of mud and debris matted together by a dense growth of *Cyanophyceae*. The spatulate ends of the "leaves" are exposed. The scape is 10 to 15 cm. tall, with purple flowers. The traps (fig. 7) have a complicated armature of long, glandular hairs with anfractuous walls arranged in rows radiating towards the door, similar to those of *U. amethystina*, described by Goebel and Luetzelburg, forming a funnel to favor unidirectional

movement on the part of prey. The walls of the trap are massive. The door is the most complicated in form of all examined. It consists of two sharply differentiated regions, the upper, hinged to the wall, and the lower, a very thick

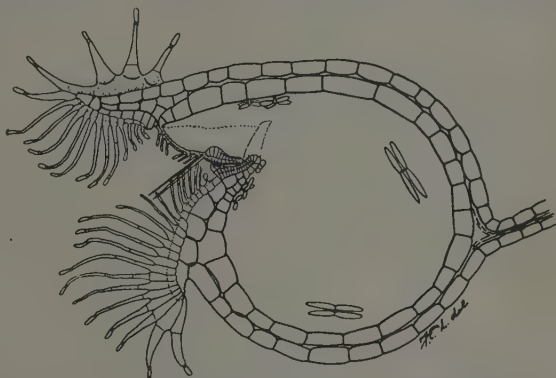


Fig. 7. *U. Kirkii*. One of the paired tubercles on the inner surface of the door is to be noted.

broad weal. The upper part has the cellular structure, essentially, of the upper portion of the door in the species already described, but there is no central hinge. Furthermore, it has its own curvature which is marked. On its outer convex surface there is a crowded mass of short glandular hairs, leaning in radial position toward the middle point of the upper part of the door and covering most of it, and this stands at the end of the guiding funnel. The thickened zone or weal is broad. Near its middle point there are tripping hairs which project without curvature into the end of the guiding funnel. The tripping hairs are articulated at their bases with two large tubercles formed by the enlargement of the inner course of cells and

1) I am indebted to Dr. A. B. Rendle for determinations of my African plants.

these stand juxtaposed on the inner surface, one on each side of the middle line, so that when the door is flexed along this line they move apart. The tubercles thus form between them a thin place, permitting easy longitudinal flexure of the door and at the same time afford a rigid base for the insertion of the tripping hairs. The free edge of the weal is thick and rests in a dished surface of the threshold making a rather small angle with the plane of the latter. The thrust of the door edge is accepted by the inner zone of the pavement epithelium, which is curved so as to face outwardly. The prey observed (small beetles, cladocerans, nematodes etc.) to have been entrapped prove the efficacy of the trap.

Distinct from all the preceding is *U. globulariaefolia* (Brazil, Hoehne 332; my No. 16), which also resembles *U. amethystina* as

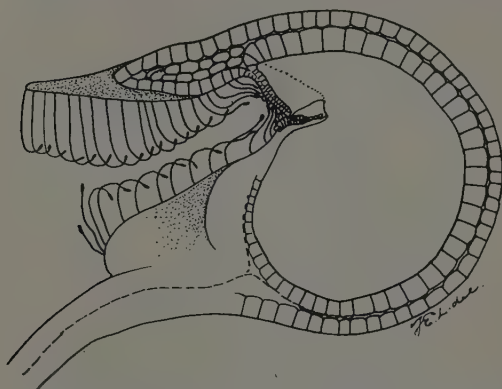


Fig. 8. *U. globulariaefolia*. The door is thick and strong and has no tripping bristles.

described by Luetzelburg, judging from the details of his figure (1910 fig. 13, 178). The traps of this plant (fig. 8, 9) has extremely massive walls and remains functional for a long time. I observed traps which had been wounded and recovered, showing patches of wound tissue.

The heavy antennae stretch forward and bear dense rows of long trichomes which, with other rows on the massive shoulders of tissue (five rows on each) surrounding the entrance and on the thick ridge extending like a ramp from the pedicel to the entrance, form a guiding funnel (Luetzelburg) leading to the door. The door (fig. 9) is a very thick structure with no sharp distinction of areas, with no tripping bristles, armed with a few rounded sessile glands in its middle region and with its lower free edge armed with a stiff compound beading which enables the door to catch a firm grip on the pavement epithelium of the threshold. This in turn, as seen in sagittal section, is a slender-appearing, shelf-like structure with the veil attached in front of the

pavement epithelium, of which a level middle zone takes the thrust of the door, its lower edge digging in for resistance. The inner zone always betrays the remnants of the torn-away veil.

Time and space will not permit us to enlarge on the beauty of form of this trap, with its gracious curves and bold form. The springing of the door must be the result of impact on the rounded surface exposed at the end of the guiding funnel.

The type now to be considered is represented by four species, *U. prehensilis* E. Mey (No. 6), *caerulea* L. (No. 8), *Gibbsiae* (No. 11) (fig. 10) and *cornuta* Michx (No. 12). The last named is devoid of antennae. *Prehensilis* and *Gibbsiae* have a

large tubercle on the upper side of the pedicel (fig. 10); *caerulea*, otherwise very like them, and *cornuta*, have not. In these forms the door is thick and shows no sharp demarcation into mechanical regions, there are no tripping bristles (as recorded for *U. caerulea* by Ekambaram, 1918) and

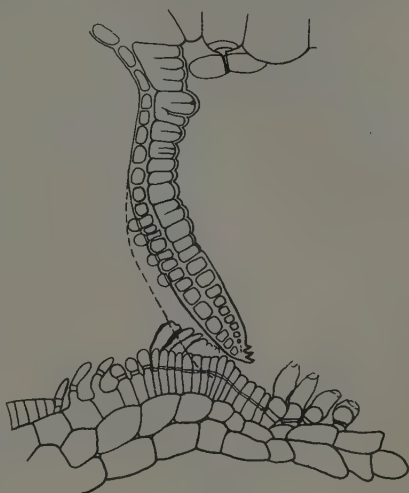


Fig. 9. *U. globulariaefolia*. The door and threshold enlarged.

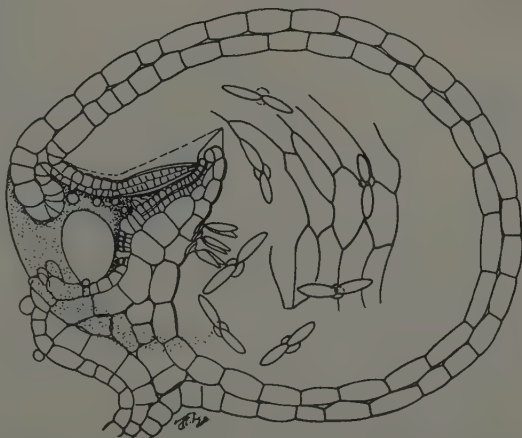


Fig. 10. *U. Gibbsiae*. There is a large tubercle on the upper side of the pedicel. Groups of sessile glandular trichomes are seen in front of the entrance. Tripping bristles are absent. The walls are composed of large cells.

it bears on its outer surface only a few low rounded or clavate glandular hairs. The upper part of the door is convex and pliable, and yields readily to pressure, springing the door, the lower part of which lies on the threshold at a low angle with much of its outer surface against the pavement. The reentrant angle thus formed is filled with an abundant broad mass of velar membranes. The thrust of the door edge is taken by the inner turned up edge of the threshold, which is broad and of graceful form. It must be noted that the free edge of the door lies in a curve embracing only about 60 degrees of a circle,

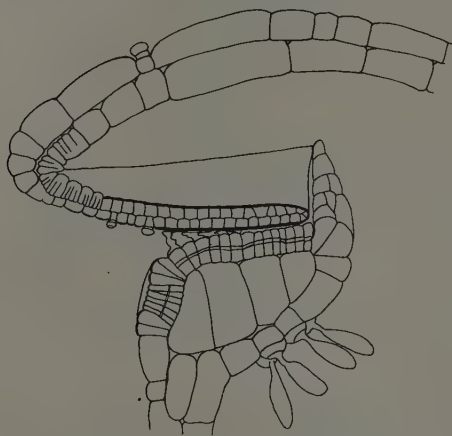


Fig. 11. *U. cornuta*. A group of sessile glandular trichomes is seen in front of the entrance; the thrust of the door is received by the bolster of cells at the inner margin of the threshold.

whereas the gibba type occupies nearly if not quite a semicircle. This makes it possible for the door to have a strong downward thrust, but it is certain that this alone, though most nearly fulfilling the terms of earlier descriptions, would be inadequate to enable the door to act spasmodically. This is made possible by the inward thrust against an outwardly facing zone of the threshold above mentioned. That these traps act spasmodically as expected, I have learned from experiment with

living material of all the above species except *Gibbsiae*, collected at Victoria Falls, N. Rhodesia.

Of the species just discussed, *U. cornuta* has a unique peculiarity (so far as the material serves to indicate) in that the thrust of the door edge is directed against the transverse bolster of cells forming the inner edge of the threshold. This is illustrated in figure 11, which has been drawn from a photograph of a living trap. This relation I have observed in the living trap through a window cut in the upper wall.

The final type which my material has afforded includes *U. capensis* Spreng (collected, and living material studied, at Capetown, 1929) and *U. Welwitschii* (Victoria Falls, No. 4). The general shape of



the trap is the same in both, but *capensis* has an elaborate armature of combs composed of rows of stout glandular trichomes. Four radiating combs occur on the lower surface of the trap and six radiating combs on the under surface of a projecting overhang, or rostrum, above the door, forming collectively guiding leads to the entrance. There are no antennae. The other species (*U. Welwitschii*) has merely six stout projecting trichomes radiating out from the rostrum. In both species the wall is massive, especially over the entrance. Otherwise the traps are almost alike and are small (1 mm). Both are terrestrial.

In general form and proportions the door and threshold loosely resemble those of the previously described type of *prehensilis*, etc. The door is, however, more distinctly convex in its upper part and

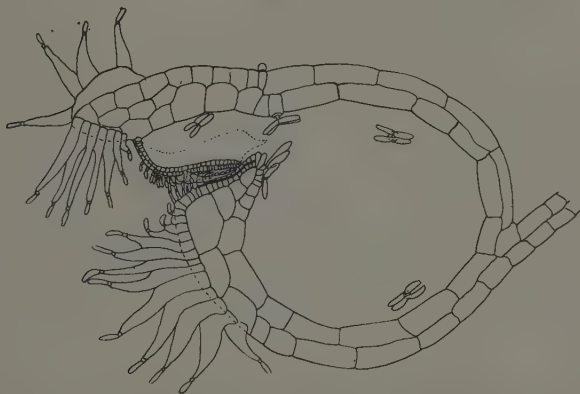


Fig. 12. *U. capensis*. The wall, especially above the entrance is massive.

the surface is armed with a crowded group of short, rather stout trichomes, the capital cells of which are slightly hooked backward toward the free edge of the door (fig. 13). The lower half is thick and relatively rigid but the outer cell walls are not conspicuously thickened except on the inside surface of the thickened weal. In the set position the lower portion of the outer surface near the edge lies upon the threshold, the thrust of the door edge being taken by a slightly upturned zone of cells at the inner margin of the threshold (fig. 12). The transverse curvature of the door is restricted to about 60 degrees and this combined with its thickness makes it resistant to flexure; more so than in *prehensilis*. Possibly correlated with this occurs a remarkable feature consisting of a unique trichome

of the usual three-celled type but having a basal tubular cell with a swan-neck curvature, a short oblique middle cell and a capital cell the shape of a kriss blade; so that this may appropriately be called a kriss trichome. It is attached in the middle of the door, but its normal position (if this is indeed constant in the living trap) is not certain. It may be directed forward and in this case may be regarded as analogous with the somewhat similar trichomes attached to the tubercle on the door of *U. elephas*, etc.; or it may be directed backward (and I am rather strongly inclined to believe this to be the case) so as to lie beneath the door edge, between it and the pavement epithelium (fig. 13). This would insure a slight initial flexure of the door, rendering the equilibrium more unstable. In springing, pressure on the converse portion of the door produces a slight flexing which is transmitted backward longitudinally and the door snaps open,



Fig. 13. *U. capensis*. Diagram to show the structure of the door.

water pressure assumed. The major amount of movement is confined to the lower part of the door; the upper part bending only slightly. The bending hinge is here, as in the *cornuta* type, confined chiefly to the lateral regions of the lower part of the door. The re-entrant angle between the face of the door and the threshold is filled by an abundant veil. The threshold itself is broad, the inner zone of the pavement offering the line of thrust, and an outer broad zone the veil attachment.

The middle portion of the door edge which delivers the major part of the thrust has its margin reinforced by thickening of the outer walls of the component cells. This region is narrow, correlated with the narrow form of the door and threshold.

---

## Summary.

The above account shows that in 24 species of *Utricularia* the door mechanism is fundamentally the same. There is always a line of the receipt of thrust of the door edge, release from which by initial flexure permits the water pressure without to flex the door inwardly. The property of being able to exhaust the water from the trap is common to all. In all cases water-tightness of the door mechanism is attained by the presence of a veil (the velum), which arises by exfoliation of the cuticle from the pavement epithelium and which, however, remains attached to the forward zone of the latter.

The door shows, in various species, much difference of structure. It may be ample and thin, in opening is flexed longitudinally, i. e., along the sagittal line, having great amplitude of movement: or it may be thick and have less amplitude of movement. If the latter, the weal is broad and thick and in some cases there is, on opening, a transverse flexure between the weal and the upper portion of the door, in addition to longitudinal flexure which is confined chiefly to the weal. In some cases also it may be the instability of equilibrium is heightened by the presence of a trichome (the kriss-trichome) underlying the weal.

In closing this paper, which the limitations of space have forced into an all too summary form, leaving many details of interest and importance unmentioned, I take the opportunity to reiterate the words of my teacher and friend, Professor Karl Goebel, quoted on the opening page.

Note. I am much indebted to Dr. F. C. Hoehne, San Paulo, Brasil for a collection of preserved material of a number of Brazilian species of *Utricularia*.

## Literature.

- Brocher, F., Le probleme de l'Utriculaire. Ann. de Biol. Lacustre. 5: 34—46, 1911.  
 Buesgen, M., Über die Art und Bedeutung des Thierfangs bei *Utricularia vulgaris* L. Ber. d. Bot. Ges. 6: LV—LXIII, 1888.  
 Cohn, F., Über die Function der Blasen von *Aldrovanda* und *Utricularia*. Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen. 1 (3): 71—92, 1875.  
 Czaja, A. Th., Die Fangvorrichtung der Utriculariablase. Zeitschr. Bot. 14: 705—729, 1922.  
 — Über ein allseitig geschlossenes, selektivpermeables System. Ber. d. Deut. Bot Ges., 40: 381—385.  
 — Physikalisch-chemische Eigenschaften der Membran der Utriculariablase. Pflüger's Archiv für die Gesamte Physiologie. 206: 554—613, 1924.  
 Darwin, C., Insectivorous Plants, 1875.

- Ekambaram, T., Irritability of the bladders in *Utricularia*. Agric. Jour. India 11 (Special No.): 72—79, 1916.
- *Utricularia flexuosa*, Vahl with a detailed account of the mechanism of the bladders. Bot. Bull. of the Presidency College, Madras. 1—22, Sept. 1918.
- Goebel, K., Pflanzenbiologische Schilderungen, Marburg 1889.
- Morphologische und biologische Studien. V. *Utricularia*. Ann. Jard. Buit. 9: 41—119, 1881.
- Hoehne, F. C. and J. G. Kuhlmann. *Utricularias do Rio de Janeiro e seus arredores*. Mem. Inst. Butantan, 1: 1—26, pl. 1—8, 1918.
- Lloyd, F. E., The mechanism of the water-tight door of the *Utricularia* trap. Plant Physiology 4: 87—102, 1929.
- The origin and nature of the mucilage in the cacti and in certain other plants. Am. Jour. Bot. 6: 116—166, 1919.
- Luetzelburg, P. von, Beiträge zur Kenntnis der Utricularien. Flora, 100: 145—212, 1910.
- Meierhofer, H., Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Utriculariablase. Flora, 90: 84—113, 1902.
- Merl, E. M., Biologische Studien über die Utriculariablase. Flora, 115: 59—74, 1922.
- Skene, M., The Biology of Flowering Plants. London, 1924.
- Stephens, Edith L., Carnivorous Plants of the Cape Peninsula. Jour. Bot. Soc. So. Africa, Part IX: 20—24, 1923.
- Withycombe, C. L., On the function of the bladders of *Utricularia*. Jour. Linn. Soc. 46: 401—413, 1924.
-

## Die Entwicklung der Primärblätter beim Efeu II.

Von F. Tobler.

Mit 7 Abbildungen im Text.

Ich habe in einer früheren Mitteilung<sup>1)</sup> gezeigt, daß die Keimblätter beim Efeu ungewöhnlich lange erhalten bleiben und während 2 und 3 Jahren eine weitere Entwicklung unter Größenzunahme erfahren, daß ferner die Primärblätter während der gleichen Zeit, ausgehend von einer einfachen und zunächst den Keimblättern nicht fernstehenden Gestalt, sich zu typischer Jugendblattform entwickeln, wobei das höhere (jüngere) Blatt, unabhängig vom Umfang, in dieser Ausbildung vorangeht. Es wurde damals darauf hingewiesen, daß aus dieser, infolge der Langsamkeit der Entwicklung bisher wohl meist übersehenen Tatsache, sich frühere Angaben über die Ähnlichkeit der Gestalt der ersten Blätter beim Efeu mit solchen der Folgeform (sogenannter Altersform) erklären.

Inzwischen sind Beobachtungen zum Teil an den gleichen Pflanzen fortgesetzt worden und es haben sich folgende Ergebnisse herausgestellt:

Auch die Keimblätter selbst können bei sorgfältiger Erhaltung, wie sie die Kultur mit sich bringt, zu einer bisher unbeobachteten Entwicklung der Form gelangen. Als erstes Anzeichen davon ist ein Zurückbleiben der Spitze und damit ein Stumpfwerden zu verfolgen (Fig. 1). Im weiteren Verlauf verbreitert sich die Basis, und es stellt sich damit deutlich eine Annäherung an die Jugendblattform heraus. Nach Analogie mit der Entwicklung der Primärblätter ist der Schluß gestattet, daß nach entsprechender Verbreiterung des Blattgrundes und der Mitte auch die Spitzenbildung wie beim Jugendblatt auftritt. Wenn diese Beobachtung bis zum vollständigen Abschluß nicht durchgeführt wurde, so liegt das lediglich in dem Umstand begründet, daß die Blätter bisher nicht länger als 3 Jahre erhalten werden konnten und in dieser Zeit ihre Wachstumsgröße nicht hinreichend war. Immerhin ist in einem einzelnen Fall von über dreijährigem Wachstum ein Keimblatt tatsächlich zu einer Form gediehen, die der Jugendblattform bereits deutlich ent-

---

1) Flora, 1926, 21, 172. (Die Entwicklung der Primärblätter bei *Hedera helix* L. I.)



spricht (Fig. 2). Dieses Ergebnis steht für die Gesamtheit der dikotylen Pflanzen wohl als Seltenheit da.

Die weitere Entwicklung von Primärblättern in fortgesetzter Beobachtung zeigt nunmehr, daß ihnen an der vollständigen Ausgestaltung bisweilen gar nichts mehr gebricht, daß sie vielmehr auf dem Umweg über die einfachere, den Blättern der Folgeform gleichenden Gestalt, bis zur normalen Blattform jugendlicher Pflanzen gelangen (Fig. 3).



Fig. 1. *Hedera helix* Nr. 8a, Keimblatt im 3. Jahre.



Fig. 2. *Hedera helix* Nr. 7, Keimblatt im 3. Jahre.



Fig. 3. *Hedera helix* Nr. 7, die Primärblätter im 3. Jahre.

Wenn die Fähigkeit, im Laufe der Entwicklung zur ausgebildeten Jugendform zu gelangen, sich bei in ihrer Entstehung jüngeren Blättern lebhafter und dieses Ziel sich als leichter erreichbar zeigt, so war es wichtig, auch die als Achselsprosse stehenden Blätter in den Kreis der Beobachtung zu ziehen. Auch für diese wiederholt sich die Erscheinung, daß in den Achseln der älteren, z. B. der Primärblätter angelegten Blätter, langsamer aber immerhin schneller als die Primär-

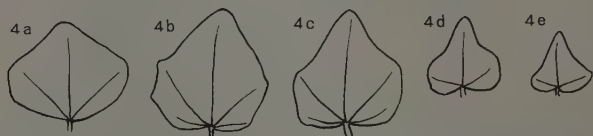


Fig. 4. *Hedera helix* Nr. 7, die Blätter aus den Achseln der Primärblätter (a und b) und der drei nächsten (c—e), alle gleichzeitig im 3. Jahre.

blätter selbst, zur Jugendform in voller Ausbildung gelangen. Die aus den Achseln von über den Primärblättern stehenden Blättern angelegten gehen dagegen rascher zur normalen Jugendblattform über (Fig. 4).

Erweitert wurde der Kreis der Beobachtungen dadurch, daß neben *Hedera helix* L. nunmehr auch *Hedera poetarum* Bert. in den Kreis der Beobachtung gezogen wurde. Diese Art besitzt noch rascheres Wachstum als die erstgenannte. Daher versprach es von vornherein mehr Erfolg, entsprechende Beobachtungen an dieser Art auszuführen. Das raschere Wachstum bringt es hier offenbar mit sich, daß die Keimblätter verhältnismäßig weniger lang erhalten werden können. Dennoch

ist auch an ihnen in der Zeit von 2 Jahren bereits eine Veränderung zu beobachten, die der der anfänglichen Entwicklung der Keimblätter bei *H. helix* entspricht. Die Primärblätter aber gehen bei dieser Art so rasch in die normale Jugendblattform über, die der von *H. helix* im wesentlichen ja gleicht, daß sich diese mit größter Leichtigkeit beobachten läßt. Auch bei *H. poetarum* ist beim Übergang aus der länglich eirunden zur 3—5 lappigen Form zunächst die Breitenzunahme vom Grund bis zur Mitte unter Zurückbleiben, ja Einsenkung der Spitze zu verfolgen. Erst danach macht sich durch rasches Wachstum der Spitzengegend der Übergang zur Bildung des Spitzenlappens bemerkbar (Fig. 5 und 6).

Wenn bei diesen Beobachtungen an *H. poetarum* dennoch Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Blattreihen, bzw. Individuen beobachtet worden sind, so mußte nach den Gründen dafür gefragt werden. Die Formveränderung des Primärblattes tritt, wie sich zeigte, nicht mit einer bestimmten erreichten Größe verbunden auf (Fig. 6



Fig. 5. *Hedera poetarum* Nr. 2, Keim- und Primärblätter im 2. Jahre.



Fig. 6. *Hedera poetarum* Nr. 5, Primärblätter im 2. Jahre.

im Vergleich zu 5), wohl aber läßt sich bemerken, daß die Gesamtentwicklung der Pflanze ausschlaggebend wird, und zwar bleiben bei starker Entwicklung des Hauptsprosses, also anscheinender Vernachlässigung der Primärblätter in der weiteren Ernährung, diese in ihrer Entwicklung und Erreichung der neuen Form zurück. Das gleiche gilt für den Fall, daß, aus hier nicht zu erörternden Ursachen, der Grund des Pflänzchens frühzeitig verholzt und erstarrt, in welchem Fall die Primärblätter im Wachstum häufig beeinträchtigt werden und auch früher zum Absterben gelangen können. Umgekehrt aber kann die Entwicklung, einschließlich der Formveränderung, bei den Primärblättern rascher und deutlicher werden, wenn die Keimblätter frühzeitig entfernt wurden oder aus besonderen Gründen abfielen.

Auch bei *H. poetarum* sind die Unterschiede in der Entwicklungsfähigkeit zwischen dem ersten und dem zweiten Primärblatt vollkommen deutlich. Das gleiche gilt für die nächsthöheren Blätter in dem Maße, daß die jünger angelegten rascher in den Besitz der Jugendblattform

gelangen und endlich stimmt das für *H. helix* oben Gesagte auch bei den aus den Blattachseln verschiedener Höhen zur Entwicklung ge-

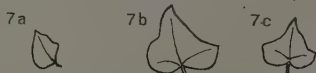


Fig. 7. *Hedera poetarum* Nr. 5, die Blätter aus den Achseln von den drei untersten Blättern, gleichzeitig im 2. Jahre.

langenden Blättern (Fig. 7). Alles weitere ist aus den beigegegebenen Abbildungen zu entnehmen.

Es läßt sich demnach auch den anfänglich einfach, d. h. länglich eiförmig und der sogenannten Altersform ähnlich gestalteten jugend-

lichen Blättern von zwei Efeuarten die innewohnende Fähigkeit zuschreiben, sich unter bestimmten Bedingungen, langsamer oder schneller, zur vollen Gestalt des Jugendblattes (3—5lappig) zu entwickeln. Ort und Zeitpunkt der Entstehung bedingen den verschiedenen Grad dieser Fähigkeit so, daß höhere bzw. spätere Anlage, gleichgültig ob Keimblatt, Primärblatt oder weiteres, ob 1. oder 2. Ordnung, diese Eigenschaft stärker und wirksamer zeigt, also rascher und sicherer die lappige Gestalt hervortreten läßt.

Dresden, Botan. Institut d. Techn. Hochschule. 25. Nov. 1930.

## Pteridologische Notizen.

Von K. Goebel.

### 1. *Campylogramme Trollii* n. sp.

Mit 4 Abbildungen im Text.

Von Herrn Dr. W. Troll erhielt der Münchener botanische Garten zwei lebende, von ihm 1929 auf Pulu Berhala — einer kleinen, dicht mit Urwald bedeckten Insel an der Ostküste von Sumatra<sup>1)</sup> — gesammelte Farnrhizome.

Die eigentümliche Blattform geht wohl aus der Abbildung Fig. 1 am deutlichsten hervor. Besonders kennzeichnend ist die Verschmälerung des Basalteiles der Lamina, die weiter unten in einen kurzen Blattstiel übergeht. Da eine der Pflanzen reichlich Sporangien hervorbrachte, konnten zahlreiche Prothallien und Keimpflanzen gezogen werden.

Die in der Abbildung wiedergegebene Pflanze besaß ein steriles und ein fertiles Blatt. Das sterile Blatt war 45 cm lang, von denen nur 4 cm auf den Blattstiel kommen, da die Spreite sich unterhalb der basalen Lappen zu einem Saume verschmälert. Die größte Breite des Blattes (im oberen Teil) betrug 13 cm.

Die basalen Lappen waren 10 cm lang. Das Sporophyll ist länger, der schmale Spreitensaum war



Fig. 1. *Campylogramme Trollii*. Verkl. Habitusbild einer mit zwei Blättern versehenen Pflanze. Das hintere Blatt ist, um seine Gestalt zu zeigen, künstlich (an einem eingesteckten Draht) aufgerichtet.

1) Über Lage, Geologie und Vegetation der Insel findet man nähere Angaben bei van der Meer Mohr, J. C., Poeloe Berhala (De Tropische Natuur 1928, S. 85 ff.) und bei Troll, W., Botanische Mitteilungen aus den Tropen. I. Über Hymenophytum Dum. und seine Verbreitung im indomalayischen und australen Florenreich (Flora N. F. 25, S. 164 u. 166, 1930).

15 cm lang. Außerdem sind am Sporophyll auch die oberen Blattlappen deutlich entwickelt, so daß es fiederschnittig ist, was beim sterilen Blatt nur undeutlich ist (bei kräftigeren Blättern vielleicht anders). Der

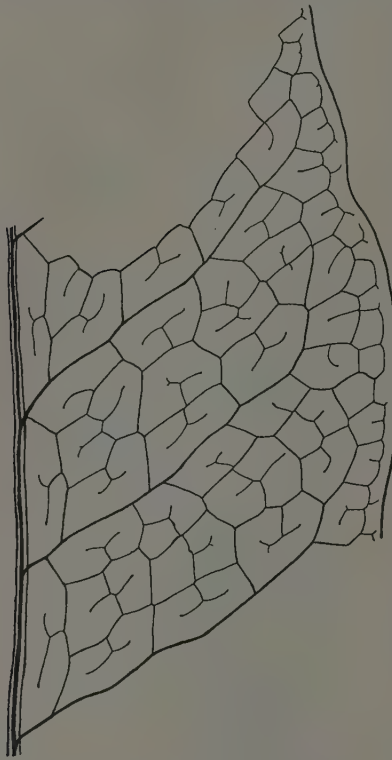


Fig. 2. *Campylogramme Trollii*. Stück des Nervennetzes eines sterilen Blattes.

eine in ihrem unteren Teil stark verschmälerte Spreite haben. Die weitere Veränderung besteht darin, daß der obere breitere Teil der Spreite fiederlappig wird; auf jeder Seite waren zwei Fiederlappen (Fig. 1). Ein gemessenes Blatt war 50 cm lang, im oberen breiteren Teil 10 cm, im unteren verschmälerten 2,5 cm breit. Die Fiederlappen waren 10 cm lang, 3,5 cm breit. Der Blattstiel war kurz (2—4 cm). Nach Mitteilung von Herrn Dr. Troll sind die Pflanzen in der Natur noch kräftiger entwickelt, namentlich haben ihre Blätter noch größere Ausmaße. Durch

obere Teil und die Fiederlappen sind schmaler als am sterilen Blatt.

Die ausgesäten Sporen keimten in kurzer Zeit. Die Prothallien waren normal herzförmig. Bemerkenswert sind an ihnen zwei Eigentümlichkeiten. Einmal eine „Hinneigung zur Diözie“, die allerdings nicht genauer untersucht, sondern nur daraus erschlossen wurde, daß an den weiblichen Prothallien keine Antheridien bemerkt wurden. Sodann das Auftreten von „Haaren“. Einmal fanden sich Zellreihen (gelegentlich verzweigt) auf der Unter- und spärlicher auch auf der Oberseite der Prothallien, sodann einzellige Papillen am Rande. Solche Papillen, die Sekrete absondern, finden sich auch seitlich an den Zellreihen.

Die Primärblätter (Fig. 3 B) besitzen eine Spreite, welche sich nach oben wie nach unten gleichmäßig verschmälert. Später erst treten Blätter auf, die



den unteren verschmälerten Teil der Blattspreite erhält, wie oben bemerkt, das ganze Blatt sein eigentümliches Aussehen, das mir sonst von keinem anderen Farn bekannt ist.

Die Nervatur ist eine geschlossene, entsprechend z. B. der, wie sie bei der als *Dictyopteris* bezeichneten Sektion von *Dryopteris* (bzw. *Phegopteris*) vorkommt.

In Fig. 2 sieht man eine durch perikline und antikline Nerven abgegrenzte Anzahl von Nervenmaschen, in welche freie, nicht selten gegabelte Nervenenden hineinragen. Das ist aber nicht überall so.

Fig. 3 A z. B. gibt ein Stück der Nervatur vom Ende eines fertilen Blattes wieder, in welchem nur wenige Felder mit einer freien Nervenendigung versehen sind. Wie das Nervenetz zustandekommt, zeigt das in Fig. 3 B abgebildete Primärblatt.

Man sieht, wie die Gabeläste der Seitennerven einander treffen und mehr oder minder stark periklin abgebogen werden<sup>1)</sup>. Es ist erst eine, dem Mittelnerv angrenzende Reihe von Nervenmaschen vorhanden, zu der bei den älteren Blättern dann weitere kommen.

Die freien Nervenenden sind nur wenig

angeschwollen. Daß aber wirksame Hydathoden hier wie an den Stellen, wo zwei Nervenenden verschmolzen sind, vorhanden sind, zeigen die kleinzelligen Epidermiszellnester über den Nervenenden. Auch wurde die Wasserausscheidung direkt beobachtet.

Ein Querschnitt durch den Blattstiel eines nicht sehr kräftigen Blattes zeigte 12 Leitbündel, von denen die zwei oberen die kräftigsten waren. Wie so oft sind die Scheiden dieser Leitbündel mit dunkel gefärbten Wänden versehen. Bei kleineren Blättern ist die Zahl der Bündel entsprechend kleiner.

Die Primärblätter zeigen die Eigentümlichkeit, daß sie, gegen das

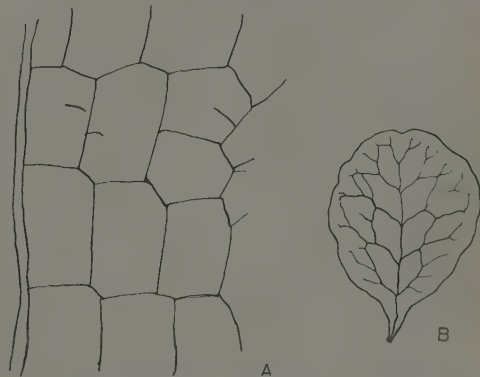


Fig. 3. *Campylogramme Trollii*. A Stück der Nervatur am verschmälerten Ende eines fertilen Blattes. B Primärblatt.

1) Vgl. Goebel, Gesetzmäßigkeiten im Blattaufbau. (Botan. Abhandl. 1, Jena 1922.)

Licht gehalten, nicht gleichmäßig grün erscheinen. Es sind vielmehr grüne Punkte in einer farblosen Grundsubstanz zerstreut, und die Nerven auf der Oberseite mit grünen Querleisten besetzt.

Die großen Chlorophyllkörper sind also an einzelnen Stellen in größerer Zahl vorhanden, eine Erscheinung, die ich zunächst für eine phototaktische hielt. Es gelang aber nicht, die Anordnung der Chlorophyllkörper durch Änderung der Lichtstärke zu verändern, so daß die angeführte Vermutung nicht zutrifft. Die eigentümlich graugrüne Farbe der Primärblätter mag mit dieser ungleichen Verteilung der Chlorophyllkörper zusammenhängen. Die Folgeblätter erscheinen (von den Nerven abgesehen) gleichmäßig grün. Die Zellen der Blätter (auch die der Epidermis) sind auffallend reich an „Gerbstoff“.

Die jungen Blätter sind dicht mit schmalen langen, an ihrer Basis angehefteten Schuppen bedeckt, die man bei oberflächlicher Betrachtung für „clathrat“ halten könnte. Indes kommt die scheinbare Wandverdickung nur durch den eingetrockneten, den Wänden anhaftenden, rötlich gefärbten Inhalt zustande. Am Rande der Schuppen stehen „Wimpern“, die in eine Drüsenzelle endigen. Auf der Blattfläche finden sich zeitweise zweizellige Keulenhaare.

Das Rhizom ist schief aufsteigend, allseitig dicht mit Blättern bzw. Blattstielresten besetzt, welche die Schuppen längere Zeit behalten.

Bei Behandlung der Blätter mit Kalilauge färben sich die Zellinhalte, namentlich die der Epidermiszellen, rötlich, was durch den starken Gerbstoffgehalt bedingt sein dürfte.

Das Rhizom hat kein Sklerenchym und speichert eine Menge Stärke. Es enthält Zellnester mit verdickten, dunkel gefärbten Wänden, wie man sie bei so vielen Farnen antrifft. Die Leitbündelscheiden im Rhizom aber sind ungefärbt und ihre Zellwände unverdickt. Man hat den Eindruck, daß die verdickten Zellnester zur Ablagerung irgendwelcher Abbauprodukte dienen, die in den Zellmembranen gespeichert werden. Daß sie mechanisch von Bedeutung sein können, ist mir mehr als unwahrscheinlich.

Ein Dimorphismus zwischen fertilen und sterilen Blättern ist nicht vorhanden. Es können auch einfache, nicht fiederlappige Blätter Sori tragen und fiederlappige steril sein. Die Verschiedenheit der Blattform ist also wesentlich eine Altersverschiedenheit.

Die fertilen Blätter bringen Sporangien in überraschend großer Menge hervor.

Das Merkwürdigste an der Pflanze ist — abgesehen von der ungewöhnlichen Blattform — die Sorusgestaltung, welche eine höchst un-

regelmäßige und mannigfaltige, ja geradezu phantastische ist. Man trifft zwar auch einzelne, rundliche Sori, die meisten aber haben sich längs der Nerven ausgebreitet und die mannigfaltigsten Umrisse angenommen. Die photographische Abbildung Fig. 4 gibt nur einen kleinen Ausschnitt aus der Mannigfaltigkeit. Zuweilen entstehen Sorausbreitungen von  $1\frac{1}{2}$  cm Länge, welche den Sekundärnerven parallel verlaufen und fast den ganzen Zwischenraum zwischen zwei Sekundärnerven umlaufen; andere sind gebogen und umschließen kleinere Sori. Ich möchte solche Sori, die an Schriftzeichen erinnern, als „Runensori“ bezeichnen. Daß das eine erst später entstandene Sporangienverteilung darstellt, ist klar.

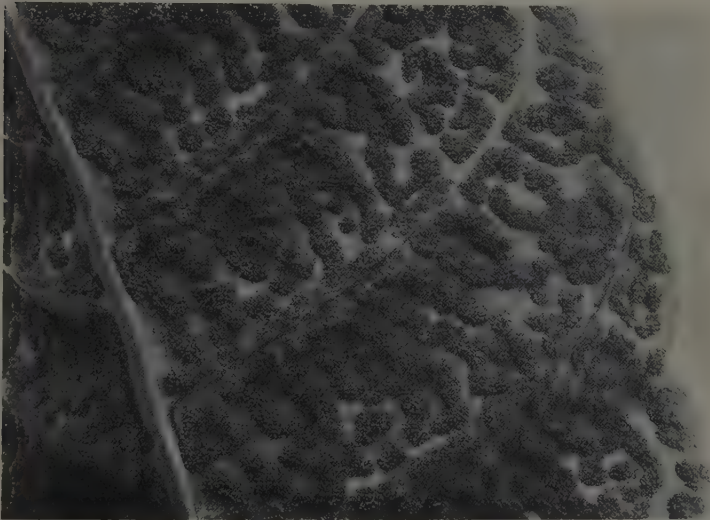


Fig. 4. Campylogramme Trollii. Blattunterseite eines Sporophylls mit „Runensori“. Etwas vergr.

Auszugehen haben wir auch hier vom Einzelsorus. Es fragt sich, welche Beziehung dieser zu den Nerven hat. Liegt ein Einzelsorus oder ein Pleosorus<sup>1)</sup> vor?

Wenn man die Sori an den Enden der Sporophylle untersucht, so kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die ursprüngliche Lage des Sorus die ist, daß er an der Stelle, wo zwei Nerven zusammen-treffen, lag. Dort findet man nicht selten auch ein stärkeres Hervor-

1) Vgl. darüber Goebel, Organographie 3. Aufl., II, S. 1294.

treten der Plazenta als über den übrigen Nerventeilen. Wir nehmen also an, daß ein *Pleosorus* vorliegt, der sich weiter über die Nerven ausgebreitet hat und mit andern solchen *Sori* zu „ataktischen“ (ungeordneten) *Coenosori* zusammenfließt. Daß das in so verschiedener, nicht in fest bestimmter Weise geschieht, dürfte mit dafür sprechen, daß es sich um einen erst spät erfolgten Vorgang handelt.

Die *Sori* haben keine Paraphysen. An den Sporangienstielen kann man — wenigstens bei manchen — ganz ähnliche zweizellige Drüsenhaare antreffen, wie sie auch auf der Blattfläche vorkommen. Sie sind aber so unscheinbar und wohl auch so rasch vergänglich, daß man sie leicht übersehen kann. Ich möchte auf das Vorhandensein dieser Drüsenhaare am Sporangienstiel einiges Gewicht legen, weil solche bei *Dryopteris*, wie es scheint, weit verbreitet sind. Es sei nur an das oft abgebildete Verhalten von *Dr. filix mas* erinnert.

Die dorsiventralen Sporen haben ein bräunliches, netzig-faltiges Perispor. Sie stimmen in ihrer Gestaltung also mit der der Sporen der *Dryopteriden* — nicht aber mit der des *Gymnogrammeenkomplexes* — überein. Die Sporangien besitzen 2 große Stomium-, 3 Epistomium- und 4–5 Hypostomiumzellen.

Wohin gehört nun dieser Farn?

Im „Supplement 1“ zu seinen „*Malayan ferns*“ (Batavia 1916) hat van Alderwerelt eine Gattung *Campylogramme* aufgestellt. Er rechnet sie zu den *Gymnogrammeae* (a. a. O. S. 122), einer Gruppe, die ihre Unnatürlichkeit schon darin zeigt, daß sie *Antrophyum* enthält, während *Vittaria* (mit der *Antrophyum* näher verwandt ist!) in die „*Grammitideae*“ eingereiht wird. Die neueren Untersuchungen über die *Vittariaceen* waren dem Autor offenbar unbekannt geblieben. Als Diagnose von *Campylogramme* wird angegeben (a. a. O. S. 336): *Sori* free, mostly elongated, running in various directions along free or anastomosing veinlets. No indusium. No paraphyses.

*Fronds* uniform or the fertile one slightly contracted; veins anastomosing irregularly, main veins and included free veinlets present in both barren and sterile fronds.

East Malaya, Papua.“

Er führt eine Art von Celebes an (mit einfachen Blättern) und eine von Neuguinea. Nur die letztere, *C. pteridiformis* könnte für den hier zu beschreibenden Farn in Betracht kommen, da bei ihr die Blätter dreispaltig (deeply-trifid) sind. Aber die Sumatrapflanze ist von ihr sicher verschieden, schon durch die charakteristische geflügelte Rhachis, die sich unterhalb der Blattspreite deutlich abhebt und dadurch, daß

die fertilen Blätter nicht dreispaltig, sondern fiederspaltig sind, wozu auch das sterile Blatt ja einen Anlauf nimmt.

Der Sumatrafarn stellt eine neue Art der Gattung *Campylogramme* dar, die ich nach dem Entdecker als *C. Trollii* bezeichne.

Was die Verwandtschaft von *Campylogramme* betrifft, so dürfte diese zu den von *Dryopteris* ausstrahlenden Formen mit Netznervatur gehören, welche die Indusien verloren haben. Presl hat diese Formen als *Dictyopteris* bezeichnet. Bei einigen davon, z. B. *Dictyopt. Griffithi*, *D. heterosora*, findet auch ein „Zusammenfließen“ der sonst einzeln stehenden Sori statt. Dieser Vorgang ist bei *Campylogramme* noch weiter entwickelt. Ob man diese Gattung beibehalten will oder nicht, scheint mir von geringerer Wichtigkeit als die Tatsache, daß sie ein weiteres ausgezeichnetes Beispiel für die Veränderung der Sorusausbildung innerhalb einer natürlichen Gruppe zeigt. Die Verkennung der Tatsache, daß eine solche Veränderung in verschiedenen Gruppen stattgefunden hat, hat den noch auf dem Boden der Hooker-Bakerschen Farnsystematik stehenden Autor der Gattung zu der Annahme bewogen, *Campylogramme* sei eine zu den „Grammitideen“ gehörige Form. Ganz abgesehen davon, daß diese „Grammitideae“, wie früher nachgewiesen wurde, eine unnatürliche Gruppe sind, würde schon die Sorusgestaltung von *Campylogramme* nicht zu der von van Alderwerelt gegebenen<sup>1)</sup> Definition dieser Gruppe stimmen: „Sori linear, one on each side of the costa, parallel to the latter or the margin, continuous or interrupted. Stipes not articulate to the rhizome.“ Man müßte diese Schilderung wesentlich umändern, um auch die „Runensori“ von *Campylogramme* mit unterbringen zu können.

Vielmehr ist die Verwandtschaft von *Campylogramme* bei *Dictyopteris* zu suchen, die ihrerseits sich von indusiumlos gewordenen (früher als *Phegopteris* zusammengefaßten) *Aspidiaceen* ableitet. Dagegen spricht auch nicht das Vorkommen von schwarzen Sklerenchymnestern im Rhizom. Es finden sich solche nach den Untersuchungen von Frl. Landmann auch bei *Dictyopteris* (wie übrigens auch bei nicht wenigen anderen Farnen).

Die Bildung unregelmäßiger „Runensori“ ist nicht auf *Campylogramme* beschränkt. Sie findet sich — wenngleich in weniger auffallender Ausbildung — auch bei *Drynaria leporella*<sup>2)</sup>, wie denn die verschiedenen Abänderungen des Sorus, vom ursprünglich am Ende eines

1) *Malayan ferns*, S. 122.

2) Vgl. die Abbildung Fig. 181, Tafel XIX in *Ann. du jard. bot. de Buitenzorg*, Vol. XXXIX.



Blattnerven stehenden Einzelsorus aus, sich in verschiedenen Verwandtschaftsgruppen der leptosporangiaten Farne wiederholen.

Das sind aber Fragen, auf welche hier nicht eingegangen werden kann. Dagegen sei noch kurz erörtert, in welcher Richtung eine Zerstreuung der Sporangien auf den Nerven eintreten kann.

Soweit es sich derzeit übersehen läßt, kann man folgende, nicht scharf voneinander trennbare Fälle unterscheiden.

1. Die Zerstreuung erfolgt — wenigstens ursprünglich — in der Längsrichtung: periklinaler Coenosorus (*Blechnum*, *Vittaria*, *Pteris*, *Taenitis*).

2. In der Richtung der antiklinen Nerven: *Asplenium*, *Loxogramme*, *Scolopendrium*. Antikliner Sorus oder Coenosorus.

3. Sowohl perikline als antikline Nerven werden mit Sporangien besetzt: unvollständig bei *Campylogramme Trollii*, vollständig bei *Hemionitis*: *Antrophyum*-Arten usw. Ataktischer Coenosorus.

#### Diagnose.

*Rhizoma ascendens paleis ornatum. Foliorum forma singularis: petiolus brevis, 2—4 cm longus, niger, lamina basin versus angustata, rhachin alata simulans; in superiori parte pinnatiloba (lobi duo utrinque). Folia ca. 50 cm longa, ad 10 cm lata, lobi usque ad 10 cm longi, 3,5 cm lati. Nervatio clausa, nervillis inclusis: Sori in nervos effusi, coenosoros valde irregulares („Runensori“) formantes. Legit Dr. W. Troll in insula Pulu Berhala prope Sumatram, in silva densa 1929. Culta in horto bot. Monacensi.*

---

# Zur Kenntnis der wechselnden Blattform des Efeus und ihrer Ursachen.

Von **Gerhard Kranz** (Dresden).

Mit 23 Abbildungen im Text.

---

## 1. Einleitung.

Manche Pflanzen bilden von einem bestimmten Zeitpunkt ihrer Entwicklung an anders gestaltete Blätter aus. So haben in den meisten Fällen die Keimblätter eine andere Form als die auf sie folgenden Primärblätter. Oft weichen auch diese wiederum in ihrer Gestalt von der endgültigen Form der Blätter der betreffenden Pflanze ab. Man spricht in solchen Fällen von Heterophyllie. — Anders liegen die Verhältnisse bei anisophyllen Pflanzen. Selaginella z. B. trägt zu gleicher Zeit, also nicht wie bei der Heterophyllie zeitlich aufeinander folgend, am gleichen Sproß verschieden gestaltete Blätter, und zwar so, daß lateral je eine Reihe asymmetrischer Blätter steht, während die Oberseite des Sprosses von zwei Reihen, ebenfalls asymmetrischer, kleiner Schuppenblätter bedeckt ist. — Die Ursache der Heterophyllie andeutend, hat Goebel<sup>1)</sup> die morphologische Entwicklung heterophyller Pflanzen mit dem Entwicklungsgang mancher Tierklassen verglichen, indem er die an der Pflanze zuerst ausgebildeten Blätter, die sogenannten Jugendblätter, zu den Larvenformen mancher Tiere in Vergleich setzte.

Die auf die Jugendblätter folgenden Blattbildungen nennt man am besten Folgeblätter und vermeidet somit die Ausdrücke „Altersblätter“ und „Reifeblätter“, obwohl man die Tatsache nicht leugnen kann, daß diese Folgeblätter erst in einem gewissen Alter der Pflanze und meist zur Zeit der Blütenreife in Erscheinung treten. Die Abweichungen der Folgeform von der Jugendform können nun sehr verschieden sein. Die Folgeform kann von der Jugendform wenig verschieden sein. Goebel spricht dann von einer homoblastischen Entwicklung. Sind die Unterschiede zwischen beiden Formen dagegen sehr stark ausgeprägt, so haben wir eine Heteroblastie vor uns.

---

1) Goebel, K., Organographie I, 3. Aufl., 1928, 471.

Heterophyllie findet sich bei einer ganzen Anzahl von Pflanzen. Es sei hier an die verschiedene Gestalt der Blätter von Wasserpflanzen, z. B. *Ranunculus aquatilis* u. v. a. m., erinnert. *Campanula rotundifolia*, *Pimpinella saxifraga* u. a. seien als Beispiele für heterophylle Landpflanzen angeführt.

Zum Studium der Ursachen der Heterophyllie und zur Überprüfung der Beeinflußbarkeit der Blattform bei heterophyllen Pflanzen in exakten Versuchen erschien mir als Objekt unser Efeu, *Hedera helix* L., am lohnendsten. Einmal bot sich bei ihm, als immergrüner Pflanze, die Möglichkeit, die Versuche auch über den Winter hin auszudehnen, andererseits mußte mit darauf Rücksicht genommen werden, daß das Objekt jederzeit und vor allem bequem zu erlangen war, und zum letzten konnte man die Frage nach der ursächlichen Begründung der Heterophyllie beim Efeu noch nicht als befriedigend gelöst betrachten.

Wenn man die fünfzipfligen Jugendblätter des Efeus als Anpassung an die Lichtverhältnisse des Waldbodens ansprach und in ihrer Stellung zueinander ein Blattmosaik<sup>1)</sup> zu sehen glaubte, durch das eine rationelle Ausnutzung des diffusen Lichtes gewährleistet sein sollte, so weisen Tobler<sup>2)</sup> und Goebel<sup>3)</sup> darauf hin, daß sich einmal die gelappten Blätter oft genug decken, auf der anderen Seite aber gelappte Blätter auch an aufrechten Sproßen, die also im vollen Lichtgenuß stehen, vorkommen, so daß man diese biologisch-teleologische Erklärungsweise als gesucht bezeichnen muß. Furlani<sup>4)</sup> sieht in verschiedenen Feuchtigkeitsgraden des Bodens und der Luft die Ursachen für die Ausbildung abweichender Blattformen. Auch Velenowsky<sup>5)</sup> deutet die Blattgestalt als Anpassung an äußere Bedingungen mit der Einschränkung, daß „bereits angelegte und im ersten Grade der Entwicklung befindliche Blätter“ diesem Einfluß nicht unterworfen sind. Diese Einschränkung, die einer Stelle entnommen ist, an der der Verfasser nicht speziell vom Efeu spricht, scheint mir für die Deutung der Heterophyllie bei *Hedera* von Bedeutung zu sein. Goebel<sup>6)</sup> schreibt schon früher: „..... ich glaube auch nicht, daß die Blattgestalt überall als eine direkte Anpassung aufzufassen ist“.

1) Schenck, H., Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen (Schimper Bot. Mitteilungen aus den Tropen), 1892/3, 92.

2) Tobler, F., Die Gattung *Hedera*, 1912, 110.

3) Goebel, K., a. a. O. 1928, 502.

4) Furlani, J., Zur Heterophyllie von *Hedera Helix* L. Öster. bot. Zeitschrift 1914, 5, 1 ff.

5) Velenowsky, J., Vergleichende Morphologie der Pflanzen II, 1907, 503.

6) Goebel, K., Organographie, 1898—1901, 538.

Tobler negiert eine direkte Abhängigkeit der Blattform von Außenbedingungen ebenfalls und schreibt: „Die Beziehung zur Blühbarkeit ist bei den Blattformen des Efeus wohl einfach darin zu suchen, daß gleiche geänderte Verhältnisse (etwa der organischen Nährstoffe zu den Aschebestandteilen) die Blühbarkeit wie die Altersform der Blätter bedingen, daß also für gewöhnlich die blühende Pflanze auch einfache Blätter haben muß<sup>1)</sup>.“

Als ziemlich feststehend kann man nun hinnehmen, daß der Efeu im allgemeinen erst in einem gewissen Alter, das relativ hoch sein mag, das Stadium der Blühbarkeit erreicht. Weiterhin kann wohl als ziemlich sicher hingenommen werden, daß mit dem Eintritt der Blühbarkeit zugleich auch der Wechsel in der Blattform stattfindet, und daß man somit mit gewissem Recht die eiförmigen Blätter als Alterserscheinungen der Pflanze (= Folgeform) bezeichnen kann. Wollte man nun die Gattung *Hedera* in die von Diels<sup>2)</sup> gegebene Einteilung seiner Helikomorphien einordnen, so würde man auf Schwierigkeiten stoßen. Diels unterscheidet Heteroblastien mit gehemmtten Primärblättern von Heteroblastien mit gehemmtten Folgeblättern, wobei unter ersteren solche zu verstehen sind, bei denen im Verlauf der ontogenetischen Entwicklung die Jugendformen lange erhalten bleiben (z. B. Gattung *Hakea* Sect. *Conogynoides*), während bei den Heteroblastien mit gehemmtten Folgeblättern die Jugendformen schnell überschritten werden und die Folgeformen bald in Erscheinung treten (z. B. Koniferen, die als Jugendblatt mehr linealische Blätter und als Folgeblatt Schuppenblätter tragen). Wo sollte man nun die Gattung *Hedera* hinstellen? Diels rechnet die Araliaceen zu den Heteroblastien mit gehemmtten Primärblättern. Für *Hedera* wäre dies nicht ohne Bedenken möglich. Jedenfalls scheinen bei einer solchen Einordnung die entstehenden Schwierigkeiten für den Morphologen größer als für den Systematiker zu sein.

Wenn man gelegentlich Exemplare beobachtet hat<sup>3)</sup> und des öfteren auch in unseren Gegenden sehen kann, die als blühbare Pflanzen neben obovaten Blättern auch solche hervorbringen, die den Jugendblättern äußerst ähnlich sind, so findet man bei Goebel die Erscheinung als „Rückschlag“ auf die Jugendform gedeutet. Ich bin nicht in der Lage, mich dieser Erklärungsweise anzuschließen. Als Rückschlag würde ich bezeichnen, wenn eine neu angelegte Knospe sich abnorm entwickelt.

1) Tobler, F., a. a. O. 1912, 110.

2) Diels, L., Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich, 1906.

3) Goebel, K., Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen, 1908, 81.

Auch ein auf diese Art neu entstandenes Blatt könnte im Vergleich zu den umgebenden Folgeblättern Ähnlichkeiten mit Jugendformen der Pflanze aufweisen. Entstehen die neben den Folgeblättern spontan auftretenden Jugendblätter nun wirklich auf diese Weise, nämlich so, daß gleichzeitig zur Zeit der Blühreife angelegte Knospen verschieden austreiben? Wäre nicht auch folgende Erklärung möglich, daß es sich um einen Efeu handelt, der entweder noch nicht genügend alt ist, um nur Folgeformen zu bilden, oder aber um einen alten, der durch irgendwelche Umstände angeregt worden ist, Knospen, die zu einem Zeitpunkte angelegt worden sind, zu dem die Pflanze noch Jugendblätter trug, zum Austreiben zu bringen?

Tobler deutet 1912<sup>1)</sup> das von Goebel beschriebene und als Rückschlag bezeichnete Exemplar in Anlehnung an Diels<sup>2)</sup> als „verfrüht blühreif“, neigt allerdings heute nach Kontrolle meiner Ergebnisse zu meiner oben schon angedeuteten Erklärungsweise<sup>3)</sup>.

Bekanntermaßen ist der Übergang vom fünflappigen Jugendblatt zum eiförmigen Folgeblatt nicht etwa sprunghaft, so daß es nach einem bestimmten Alter nur Pflanzen mit einer oder der anderen Form gäbe. Das Efeublatt macht vielmehr eine lange Entwicklungsreihe durch, ehe es in seiner Form konstant bleibt. Mir erscheint dabei von Interesse, zu erwähnen, daß die verschiedenen Gartenformen des typischen Efeus und auch anderer in ihrer Blattform mit Einzelblättern einer solchen Entwicklungsreihe große Ähnlichkeit aufweisen. Vergleicht man beispielsweise irgendein Blatt der Übergangs- („Glymii“-) Form von *Hedera helix typica* mit den bei Tobler<sup>4)</sup> gezeigten Gartenformen, so wird man oft genug Übereinstimmungen finden können. Ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich in den verschiedenen abgeleiteten Gartenformen Blattgebilde sehe, die durch irgendwelche Umstände (vielleicht langes Andauern der Umstellung auf eiförmige Blätter) zu „fixierten“ Übergangsformen geworden sind. Es handelt sich meines Wissens bei diesen Gartenformen immer um vegetativ, also durch Stecklinge vermehrte Individuen, deren Folgeformen man bisher noch so gut wie gar nicht kennt. Der Aufzucht der verschiedenen Varietäten aus Samen

1) Tobler, F., a. a. O. 1902, 110.

2) Diels, L., a. a. O. 1906, 63.

3) Herr Prof. Dr. Tobler hat diese seine Meinung noch nirgends schriftlich niedergelegt, der obige Hinweis geschieht jedoch mit seiner ausdrücklichen Erlaubnis.

4) Tobler, F., Die Gartenformen der Gattung *Hedera*. Mitteilungen der Dtsch. Dendrologischen Gesellschaft 1927, 38, 4—6.



und der Überprüfung der Jugendblattformen in weiteren Untersuchungen muß es vorbehalten bleiben, Endgültiges darüber zu sagen.

Ähnliche Übereinstimmungen in der Form wie bei *Hedera helix typica* L. habe ich bei *Hedera nepalensis* Koch (himalaica Tobler) und auch bei *Hedera poetarum* Bertol. beobachten können.

## 2. Kritik der Furlanischen Arbeit:

### „Zur Heterophyllie von *Hedera Helix* L.“

#### a) Beziehungen zwischen Blattform und Standort des Efeus.

Der Verfasser ist der Meinung, daß beim Efeu gelappte Blätter nur an feuchten Standorten und bei diffusem Licht vorkommen, während herz- bis eiförmige nur in der Trockenheit und bei direkter Bestrahlung ausgebildet werden. Die von ihm für diese Anschauung angeführten Beispiele lassen jedoch auch eine andere Deutungsweise für die Heterophyllie zu. — Es werden wahrscheinlich auf dem Karstboden des Mte. Valentino und Mte. Santo neben Pflanzen mit nur eiförmigen Blättern auch solche zu finden sein, die nur gelappte Blätter oder solche, die beide Formen, gelappte und annähernd eiförmige, tragen, je nachdem, ob sie in der Lage sind, zu blühen. Meine Erfahrungen und Beobachtungen mit Efeu lassen die Deutung nicht zu, daß lediglich die Efeupflanzen, die trocken stehen, zur Ausbildung herzförmiger Blätter übergehen, und daß diejenigen feuchten Standortes lediglich gelappte Blätter tragen. Wie ist dann folgende Furlanische Beobachtung zu erklären? „Der Efeu, der aus dem mit Wasser getränkten Lehm Boden an den Eichen emporklettert, bildet hier selbst in der Höhe nur gelappte Blätter aus. Nur an gegen NO exponierten Bäumen fand ich Efeu, dessen oberste Blätter herzförmig erschienen“<sup>1)</sup>. Sollte die geringe Lichtmenge, die dem Efeu in seiner nordöstlichen Lage zugute kommt, von größerem Einfluß auf die Blattgestaltung sein als die Feuchtigkeit des Bodens? Ich halte den gelappten Efeu gegenüber den eiförmigen für „jünger“ und werde dafür auch den Beweis zu erbringen versuchen. Zwei Beispiele sollen hier gegen die Furlanische Auffassung sprechen. Ich kenne an der NW-Seite der Mauer des Gärtnergebäudes im Jagdschloß Moritzburg in der Nähe Dresdens einen „alten“, blühbaren Efeu, der eiförmige Blätter trägt, obwohl er nicht einmal 20 Meter vom Nordufer des Schloßteiches entfernt ist, also sicherlich feucht steht. Der Lichtgenuß, der diesem Efeu zugute kommt, ist sicher noch geringer als der des Eichwaldes von Quieto in Istrien mit seiner Lage nach NO, und trotzdem

1) Furlani, J., a. a. O. 1914, 3.

bildet er eiförmige Blätter aus. Weiter stehen im Staatl. Botanischen Garten zu Dresden in der von Prof. Tobler angelegten Efeu-Sammlung neben typischen Jugendformen von *Hedera helix* und vieler anderer Arten auch die blühenden Folgeformen. Beide Erscheinungsformen des Efeus stehen in Töpfen, beide stehen dem Erdboden gleich nahe und beide sind außerdem der gleichen Beleuchtung ausgesetzt. Die Sammlung ist Anfang 1925 angelegt; innerhalb der verstrichenen 5 Jahre hat sich noch keine Veränderung der Pflanzen im Furlanischen Sinne gezeigt. Ich könnte diesen angeführten Beispielen noch ähnliche aus der näheren Umgebung Dresdens und aus dem Forstgarten der Forstlichen Hochschule in Tharandt hinzufügen.

Die beiden Pflanzen des Isonzotales, die der Verfasser auf S. 3 seiner Arbeit anführt, lassen die Meinung, daß es sich bei gelappten und eiförmigen Blättern des Efeus um Altersunterschiede handelt, berechtigt erscheinen, wenn man aus der Schilderung liest, daß der eiförmige Blätter tragende Efeu einen viel stärkeren Stamm habe als der mit gelappten Blättern. Es wird im allgemeinen immer der Fall sein, daß Exemplare mit Folgeblättern, also ältere Pflanzen, stärkere Stämme haben als solche mit Jugendblättern.

#### b) Beziehungen zwischen Blattform und Blattanatomie beim Efeu.

Wenn Furlani im dritten Abschnitt seiner Arbeit über „Beziehungen zwischen der Form und dem anatomischen Aufbau der Blätter von *Hedera*“<sup>1)</sup> schreibt, so vermißt man in der Untersuchung als Bindeglied zwischen gelappten und eiförmigen Blättern die Übergangsblätter mit ihrer zipfeligen Form. Weiterhin geht aus der Darstellung nicht hervor, ob die gelappten und eiförmigen Blätter von dem gleichen Exemplar genommen worden sind. Unklar scheint mir weiterhin zu sein, an welcher Stelle des Blattes die jeweiligen Querschnitte gelegt worden sind. Ich halte diese Fragen insofern für außerordentlich wichtig, als einmal, wenn die Blätter nicht von der gleichen Pflanze genommen worden sind, leicht die Gefahr der Verwechslung in den verschiedenen Sorten besteht. Bekanntermaßen bilden manche Varietäten und Arten viel dickere Blätter aus als der gewöhnliche Efeu *Hedera Helix typica*. Weiterhin halte ich es für zweckmäßig, um einen besseren Vergleich zu ermöglichen, den Querschnitt immer an der gleichen Stelle des Blattes zu führen, selbst für den Fall, daß das Efeublatt in seiner ganzen Ausdehnung im Querschnitt gleich gebaut wäre.

---

1) Furlani, J., a. a. O. 1914, 6.

Es sei hier erwähnt, daß Furlanis Ansicht, die Primärblätter von *Hedera helix typica*, denn um diesen Efeu handelt es sich offenbar, seien nicht gelappt, irrig ist, zum mindesten nicht in dieser Form von allgemeiner Gültigkeit. Tobler führt bereits 1912 an<sup>1)</sup>, daß die Primärblätter seiner Aussaaten größtenteils gelappte Formen aufweisen. Gegenüber den Einwänden von Karsten<sup>2)</sup> erwidert Tobler 1926 in einer besonderen Arbeit: „Bei der Entwicklung der Primärblätter zur lappigen Form spielt ein wenig die Rasse (gärtnerische Form) der Pflanze mit“<sup>3)</sup>. Aus eigenen Beobachtungen kann ich die Ansicht, „daß die Primärblätter teils sofort die gelappte Form zeigen, teils im Laufe ihrer Entwicklung, und zwar unerwartet spät, in diese überzugehen imstande sind“<sup>4)</sup>, für *Hedera helix typica* L. und auch für *Hedera poetarum* Bertol. bestätigen.

Meine Beobachtungen über die Formen der Primärblätter von *Hedera poetarum* Bertol. gründen sich auf Aussaaten des Frühjahres 1929. Das Saatmaterial stammt aus Florenz.

Bekanntermaßen ist das Jugendblatt von *Hedera poetarum* wenig tief eingeschnitten, mindestens sind die Einschnitte nicht so ausgeprägt wie bei *Hedera helix typica* und einiger von letzterer abgeleiteten Gartenformen. Diese Tatsache gestaltet das Erkennen einer Entwicklung des Primärblattes zur gelappten Form schwieriger als bei *Hedera helix typica*. Ich habe nun absichtlich mein Augenmerk besonders auf solche Primärblätter gelenkt, die mehr obovate Form zeigten; eine auffallende Ähnlichkeit mit der Folgeblattform konnte ich dabei jedoch nicht beobachten. Im Gegensatz zu der länglichen, spitzen Form der Blätter einer fertilen *Hedera poetarum* sind die Primärblätter, auch wenn sie zunächst noch mehr eiförmig sein mögen, fast durchweg stumpf. Innerhalb eines halben Jahres schon zeigte sich der Ansatz zur Lappenbildung. Auch für *Hedera poetarum* bestätigt sich allerdings die von Tobler für *Hedera helix* gemachte Beobachtung, daß später entwickelte Blätter — etwa vom dritten Blatt an — schon von vornherein viel deutlicher eine Lappenbildung aufweisen (Fig. 1 und 2, 2a, 2b).

Bei den Untersuchungen über die Nervatur der Efeublätter, die die man ebenso wie die Blattquerschnitte immer an der gleichen Stelle

1) Tobler, F., a. a. O. 1912, 106f.

2) Karsten, G., Biologie der Pflanzen. In: Nußbaum-Karsten-Weber, Lehrbuch der Biologie, 2. Aufl. 1913, 223.

3) Tobler, F., Die Entwicklung der Primärblätter bei *Hedera helix* L., Flora, 1926, 21, 172.

4) Tobler, F., a. a. O. 1926, 172.

anstellen sollte, möchte ich darauf hinweisen, daß Benedict<sup>1)</sup> für *Vitis vulpina* (auch für *Salix nigra*, *Quercus alba* u. a.) eine immer stärker werdende Verengung des Nervaturnetzes mit zunehmendem Alter beobachten konnte. Er deutet dies als Alterserscheinung bzw. als Änderung der entsprechenden Meristeme. Molisch<sup>2)</sup> ist der gleichen Meinung und schreibt: „Auf Grund zahlreicher Beobachtungen und Messungen konnte die Tatsache festgestellt werden, daß beim Weinstock und anderen Gehölzen die Aderung des Blattes mit zunehmendem Alter des Mutterstockes eine bestimmte Veränderung erleidet: die durch

die kleinsten Auszweigungen der Nervatur gebildeten Maschen des Geädern werden kleiner“.

Bei Nervenuntersuchungen an Blättern wird man also immer darauf zu achten haben, möglichst Objekte zu behandeln, die in ihrem Ausbildungsalter gleichen Datums sind. Weitere Untersuchungen für *Hedera* in der von Benedict und Molisch angegebenen Weise liegen meines Wissens noch nicht vor.

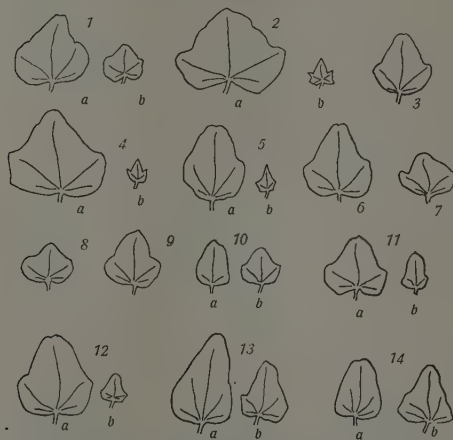


Fig. 1. Primärblätter von *Hedera poetarum* Bertol. 3 Monate nach der Aussaat. (Von jedem Blattpaar ist a das tiefer, b das höher stehende.) 1—14.

### c) Kulturversuche.

Bei den „Kulturversuchen mit orthotropen *Hedera*sprossen“<sup>3)</sup> vermißt man neben genaueren Angaben über Temperatur und relative Feuchtigkeit vor allem den Gegenversuch.

Wenn Furlani schreibt: „Es schien mir also aus diesen Beobachtungen hervorzugehen, daß im nur diffusen Licht bei größerer Feuchtigkeit gelappte Blätter, bei geringerer jedoch einfache Blätter beim

1) Benedict, H. M., Senile changes in leaves of *Vitis vulpina* L. and certain other plants. Cornell university agric.-experim. station. June 1915, 281—365.

2) Molisch, H., Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei, 1930, 6. Aufl., 290.

3) Furlani, J., a. a. O. 1914, 13.

Efeu zur Ausbildung gelangen, im direkten Sonnenlichte der Efeu orthotrope Sprosse zur Ausbildung bringt, die nur eiförmige Blätter tragen<sup>1)</sup>, so erwartet man den Versuch, ob Exemplare mit typisch gelappter Blattform (Jugendpflanzen) im verhältnismäßig trockenen Raum oder bei guter und dauernder Belichtung eiförmige Blätter (Folgeblätter) auszubilden in der Lage sind. Hängt die Blattform des Efeus von äußeren Bedingungen ab, wie sie Belichtung und Feuchtigkeit darstellen, so müßte zweifellos jede Blattsorte durch die geeigneten Außenbedingungen in ihrer Form beeinflusbar sein. Ich kann dieser Erklärungsweise, einer direkten Abhängigkeit der Blattform von Außenbedingungen, auf Grund meiner später noch zu erörternden Versuche nicht beitreten.

Der Anschauung weiterhin, daß bei abwärts gebogenen Folgesprossen (mit eiförmigen Blättern) infolge einer rascheren Wasserbewegung in den Gefäßen, die aus der „Saugwirkung des Sprosses auf das Wasser“ und der hinzukommenden „Schwere des Wassers“ (!) (Sproß hängt nach unten) resultiere, die eiförmigen Blätter wieder von solchen mit Lappenform ersetzt werden, widersprechen zahlreiche gegenteilige Beobachtungen. Ich habe an alten Efeupflanzen recht oft nach unten hängende Zweige gesehen, die weiterhin statt der vorausgesagten zipfeligen Form die Folgeform trugen.

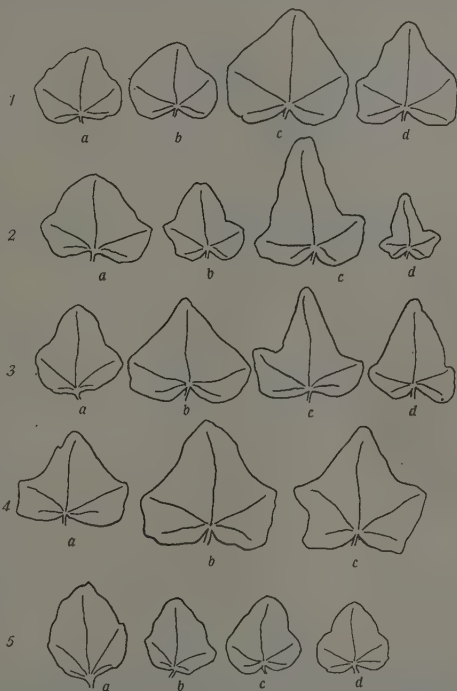


Fig. 2. Primärblätter von *Hedera poetarum* Bertol. 6 Monate nach der Aussaat. (In jeder Blattreihe steht Blatt a tiefer als b, b tiefer als c usw.) 1—5.

1) Furlani, J., a. a. O. 1914, 3.



Wollte man die Richtigkeit der oben angeführten Theorie durch einen Versuch beweisen, so könnte man einen in einem Blumentopf gemachten Steckling umgekehrt aufhängen, so daß der Topf höher als die Spitze des Sprosses läge. Damit wäre zunächst einmal der Sproß mehr in den Genuß der Bodenfeuchtigkeit seines Standortes gesetzt, zum anderen würde durch das Umkehren die „Schwere“ des gesamten Wassers noch hinzukom-

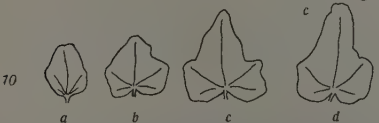
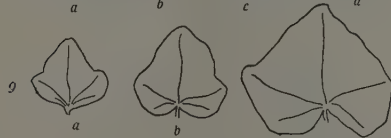
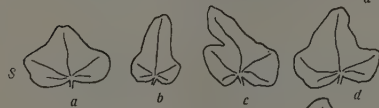
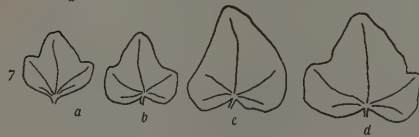
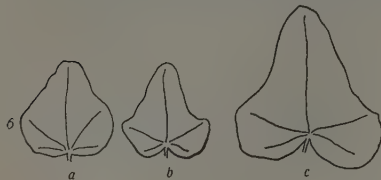


Fig. 2a. Primärblätter von *Hedera poetarum* Bertol. 6 Monate nach der Aussaat. (In jeder Blattreihe steht Blatt a tiefer als b, b tiefer als c usw.) 6—10.

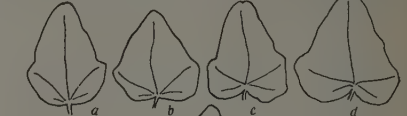
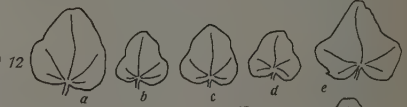
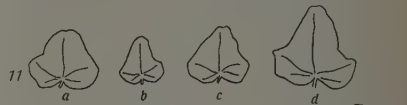


Fig. 2b. Primärblätter von *Hedera poetarum* Bertol. 6 Monate nach der Aussaat. (In jeder Blattreihe steht Blatt a tiefer als b, b tiefer als c usw.) 11—14.

men. Würden nun bei dieser Versuchsanordnung tatsächlich am Sproß lappige Blätter ausgebildet, so würde man dies jedoch, wie wir später sehen werden, noch nicht als Beweis der Furlanischen Theorie auffassen können.

Auch Goebel wendet sich gegen die von Sachs analog zu Furlani gemachte Annahme, daß die Ausbildung von orthotropen Sprossen von der Richtung der plagiotropen abhinge. „Das Auftreten der Folgeform ist ganz unabhängig von der Richtung, in welcher die Jugend-

form wächst. Letztere braucht auch unter günstigen Umständen eine Reihe von Jahren, bis sie die blühbare Folgeform bilden kann. Sie tritt aber dann auch an Pflanzen auf, die nur vertikale Substrate überziehen<sup>(1)</sup>.

Der Furlanischen Meinung widerspricht ebenso eine von Molisch und vielen anderen gemachte Beobachtung. „Macht man von Zweigen aus der Blütenregion Stecklinge, so bewurzeln sich diese nach längerer Zeit und die daraus gezogenen Pflanzen behalten ihren aufrechten Wuchs und die erwähnte Blattform“<sup>(2)</sup> (eiförmig zugespitzt). Die so gemachten Stecklinge müßten nun nach Furlani lappige Blätter ausbilden, da sie doch viel mehr in den Wassergenuß des Bodens und ebenso in eine Atmosphäre gekommen sind, die viel mehr mit Wasserdampf gesättigt ist als die ihres bisherigen Standortes. Ich bin in der Lage, durch Exemplare aus der Hederasammlung des Staatl. Botanischen Gartens, Dresden, zu belegen, daß solche Stecklinge sogar zur Blütenbildung übergegangen sind, ohne selbstverständlich ihre obovate Blattform zu ändern.

### 3. Eigene Versuche.

#### a) Zur Anatomie der Jugend-, Übergangs- und Folgeblätter bei *Hedera helix typica*.

Da ich mich nicht entsinnen konnte, bei Efeu jemals derartig weitgehende Unterschiede in der Blattanatomie gesehen zu haben, wie sie Furlani auf S. 6 angibt, erschien es mir angebracht, die Anatomie der Efeublätter verschiedener Altersstufen noch einmal genauer zu betrachten. Es wurden drei verschiedene Arten von Blättern ein und derselben Pflanzen untersucht: Jugendblätter, Übergangsblätter und Altersblätter. Zur Untersuchung gelangten gleich dicke (26  $\mu$ ) Blätter einer *Hedera helix typica*. Die Schnitte wurden, wie aus den Skizzen (s. Fig. 3—5) zu ersehen ist, ungefähr in der Mitte der Blattspreite geführt. Aus den Zeich-

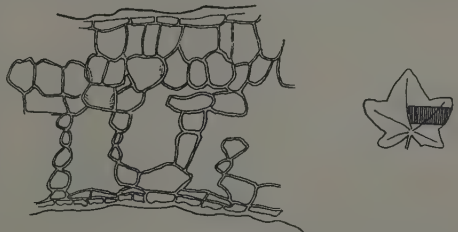


Fig. 3. Querschnitt durch ein Jugendblatt von *Hedera helix typica*. Die schraffierte Stelle in der Skizze gibt die Lage des Schnittes an.

1) Goebel, K., a. a. O. 1928, 502.

2) Molisch, H., Die Lebensdauer der Pflanze, 1929, 147.

nungen, von denen Fig. 3 den Schnitt durch ein Jugendblatt darstellt, Fig. 4 den durch ein Übergangsblatt und Fig. 5 einen solchen durch ein Folgeblatt, geht hervor, daß wohl Unterschiede in der Anatomie der einzelnen Blätter verschiedener Altersstufen bestehen, daß sie aber bei Vermeidung der möglichen Fehlerquellen nicht zu derartigen Unterschieden führen, wie sie Furlani in seinen schematischen Zeichnungen angibt. Ich kann bestätigen, daß die Palisadenschicht der eiförmigen

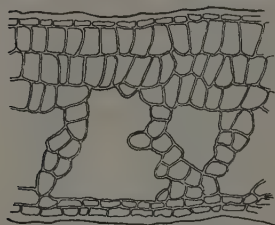


Fig. 4. Querschnitt durch ein Übergangsblatt von *Hedera helix typica*. Die schraffierte Stelle in der Skizze gibt die Lage des Schnittes an.

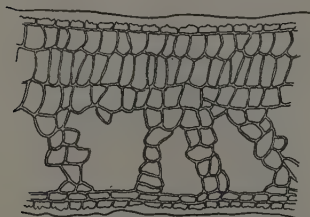


Fig. 5. Querschnitt durch ein Folgeblatt von *Hedera helix typica*. Die schraffierte Stelle in der Skizze gibt die Lage des Schnittes an.

Blätter geschlossener ist als die der gelappten, und kann hinzufügen, daß die Übergangsblätter nicht nur morphologisch, sondern auch anatomisch einen Übergang zwischen Jugend- und Folgeblättern darstellen.

#### b) Kulturversuche mit plagiotropen und orthotropen Sprossen von *Hedera helix typica*.

Meine eigenen Versuche, die gleichen Resultate wie Furlani zu erzielen, habe ich unter möglichst günstigen Versuchsbedingungen angestellt. Die Versuchsanordnungen habe ich dabei so gewählt, daß ich die Lösung des Problems der Blattveränderung beim Efeu von zwei

verschiedenen Seiten in Angriff nahm. Einmal sollten nach Furlani orthotrope Folgesprosse im absolut feuchten Raum zur Ausbildung zipflicher bzw. gelappter Blätter übergehen, andererseits wiederum müßten dann, wenn tatsächlich so einfache Beziehungen zwischen Blattform und Feuchtigkeit bestehen, wie sie Furlani annimmt, plagiotrope Jugendsprosse in einer verhältnismäßig trockenen Atmosphäre nach dem Abwurf der typischen drei- und fünfklappigen Jugendblätter eiförmige Folgeblätter oder mindestens diesen ähnliche ausbilden. Es handelte sich also darum, einen absolut feuchten Raum und einen solchen mit relativ trockener Luft herzustellen. Während nun die Herstellung eines absolut feuchten Raumes wenig Schwierigkeiten bot, waren sie bei der

Auffindung oder Konstruktion eines relativ trockenen Raumes, ohne dabei komplizierte Apparaturen in Anspruch nehmen zu müssen, erheblich.

Der Platz für die Versuchspflanzen stand mir im Staatl. Botanischen Garten, Dresden, zur Verfügung; für manchen gärtnerischen Ratschlag schulde ich Herrn Garteninspektor Richter Dank.

Bei allen Versuchspflanzen handelt es sich, wenn nicht ausdrücklich anders erwähnt, um *Hedera helix typica*.

In folgendem seien die verschiedenen Versuchsanordnungen und die erzielten Resultate geschildert:

#### A. Absolut feuchte Räume.

1. Zunächst benutzte ich als Standort für die Versuchspflanzen die Galerie des Palmenhauses, da dort während des ganzen Jahres naturgemäß die Luft am meisten mit Wasserdampf gesättigt ist und die Temperatur in für Efeu normalen Grenzen gehalten wird, während dies beim Viktoria-Regia-Haus, das auch mit in die engere Wahl fiel, nicht der Fall ist.

Die Temperaturen und Feuchtigkeitsprozente wurden an den verschiedenen Standorten mit Meßinstrumenten<sup>1)</sup> gleichen Fabrikates zu ungefähr gleichen Zeiten regelmäßig gemessen und registriert. Bei diesen Messungen stellte sich heraus, daß der Feuchtigkeitsgehalt der Luft im Palmenhaus ziemlichen Schwankungen unterworfen war, und daß es schwierig war, die Feuchtigkeitsgrade der Luft künstlich konstant zu halten. Es wurde deshalb von einer Weiterverfolgung der Versuche an diesem Standort abgesehen.

2. Als bedeutend exakter und bei eventuell auftretenden Schwankungen des Wassergehaltes der Luft leicht regulierbar erwies sich die folgende Anordnung. Unter eine große Mikroskopglocke wurde eine flache, mit Wasser gefüllte Steingutschale gestellt. Die Pflanzen standen auf einem Holzrost, der auf dem Schalenrand ruhte. Außer den Versuchsobjekten fanden unter jeder Glocke je ein Hygrometer und ein Thermometer Aufnahme. Die Glasglocken selbst standen mit dem unteren Rande ungefähr 3 cm in einer Kiesschicht eines noch zu beschreibenden Versuchsfensters (s. u.). Im Fenster wurden drei Glocken aufgestellt, von denen eine mit Stecklingen von orthotropen Folgesprossen, die andere mit Stecklingen von plagiotropen Folgesprossen und die

---

1) Zur Messung der Luftfeuchtigkeit benutzte ich Haarhygrometer, die ich vor den Versuchen justierte. Sie wurden zunächst alle auf 100% relative Feuchtigkeit gebracht und dann mehrere Tage hindurch am gleichen Standort beobachtet.

dritte mit Keimpflanzen beschickt wurde; die beiden letzteren als Kontrolle gegenüber den orthotropen Sprossen. Die Formen der Blätter sämtlicher Pflanzen wurden vor Beginn, zwei Monate nach Beginn und nach Beendigung des Versuches durch Zeichnung festgehalten.

Bei einer Durchschnittstemperatur von  $18-20^{\circ}\text{C}$  und einem konstanten Feuchtigkeitsgehalt der Luft von 100% relativ konnte ich keine der von Furlani angegebenen Formveränderungen bzw. Abänderungen der Form an neugebildeten Blättern der orthotropen Folgesprosse beobachten.

### B. Relativ trockene Räume.

1. Als Versuchsraum sollte der Zwischenraum zwischen zwei Fenstern (sogenannten Doppelfenster) eines Zimmers trocken gehalten werden. Zu diesem Zwecke verschmierte ich die Fugen der äußeren Fenster bei geöffnetem Fenster mit Glaserkitt, verschloß diese dann, so daß der Innenraum gegen die Außenseite verhältnismäßig luftdicht abgeschlossen war. Zwischen Außen- und Innenfenster wurden nun oben auf beiden Seiten offene, 30 cm lange Glasröhren (Durchmesser 5 cm) aufgehängt, die mit Chlorkalzium gefüllt waren. Auf dem inneren Fensterbrett standen neben den Versuchspflanzen kleine Schalen mit konzentrierter Schwefelsäure (1,829 spez. Gew.,  $66^{\circ}\text{Bé}$ ). Auch hier wurden Feuchtigkeits- und Temperaturgrade dauernd kontrolliert. Es gelang bei dieser Versuchsanstellung nicht, den Wassergehalt der Luft genügend niedrig zu halten, außerdem waren die Schwankungen, die immer auftreten, zu groß (Minimum 38,5%, Maximum 67%). Aus diesen Gründen wurden die Versuche abgebrochen.

2. Um die geschilderten Mängel (zu hohe Feuchtigkeitsprozente, Schwankungen) abzustellen, wurde versucht, einen kleineren Raum trocken zu halten. In eine große (Durchmesser 35 cm), mit Sand — der vorher auf der Gewächshausheizung vollkommen getrocknet worden war — gefüllte Schale stellte ich eine Glasschale mit konzentrierter Schwefelsäure, in diese wiederum umgestülpt eine zweite, kleinere Glasschale, auf die dann die Versuchspflanzen gestellt wurden. Die Schwefelsäure wurde hier und auch in der Versuchsanordnung B<sub>1</sub>, dort ebenso das Chlorkalzium, von Zeit zu Zeit erneuert. Über die Pflanzen und die beiden Glasschalen, ebenso über ein Hygrometer und Thermometer, wurde wiederum eine große Mikroskopglocke gestülpt, die ungefähr 5 cm in den Sand der großen Steingutschale gedrückt wurde, um ein Eindringen der äußeren Luftfeuchtigkeit zu verhindern. Die Töpfe und die Erde der Versuchspflanzen wurden zum Schutze gegen allzugroße



Verdunstung mit Ölpapier umgeben, in das ein nur verhältnismäßig kleines Loch geschnitten worden war, um den Pflanzen Wasser zuführen zu können, was allerdings selten geschah, um auch die Bodenfeuchtigkeit niedrig zu halten. Die Sandschale mit Pflanzen und Glocke wurde nun auf ein 2,50 m hoch angebrachtes Brett im Kakteenhaus gestellt. Neben den Schalen (4), — zwei mit plagiotropen Jugendsprossen, je eine mit orthotropen Folgesprossen und mit Keimpflanzen —, standen dann noch von jeder Versuchspflanzenart einige Exemplare auf dem Brett als Kontrollpflanzen. Das Kakteenhaus wurde als Standort für die Schalen deshalb gewählt, weil es das trockenste Haus des hiesigen botanischen Gartens ist. Auch diese Versuche mußten wegen zu großer Schwankungen der Feuchtigkeitsgrade (Minimum 36 %, Maximum 65 %) abgebrochen werden.

3. Als dritter trockener Standort wurde ein Zimmer gewählt, das durch seine Nordlage verhältnismäßig wenig dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt war. Es konnte also als trockener schattiger Standort angesprochen werden. Der Mittelwert lag für die relative Luftfeuchtigkeit bei 40 %, der für die Temperatur bei 20° C.

4. Als am besten geeignet erwies sich eine äußerst einfache Versuchsanstellung. Die Pflanzen wurden in einen nach dem Zimmer offenen Fensterkasten eines nach Süden gekehrten Fensters gestellt. Die Versuche liefen von Ende Oktober 1928 bis Anfang August 1929. Während der Wintermonate wurde das Zimmer Tag und Nacht geheizt und dadurch neben einer konstanten Temperatur (18—20° C) ebenso ein relativ niedriger und doch ziemlich konstanter Feuchtigkeitsgrad der Luft erreicht. Das Hygrometer schwankte zwischen 20—30 % relativer Feuchtigkeit.

Die Versuchsanordnung erscheint mir deshalb geeignet und fehlerfrei, weil es möglich war, neben den Pflanzen des Trockenraumes die des absolut feuchten Raumes in der schon beschriebenen Anordnung (s. Anordnung A<sub>2</sub>) zu beobachten, da die „feuchten Glocken“ ebenso wie die „Trockenpflanzen“ in dem beschriebenen Fenster standen.

Die Temperaturen waren in beiden Versuchsreihen konstant. Die Feuchtigkeitsgrade des Trocken- und Feuchtversuches differierten immer weit über 15,5 %. Meine Versuchsbedingungen waren also ebenso gut als die von Furlani, wenn nicht noch besser, da größere Unterschiede, als die von ihm in der Natur beobachteten, verzeichnet werden konnten.

Eine Zusammenstellung aus Tafel 1, betreffend die Boden- und Luftfeuchtigkeit an Hedera-Standorten<sup>1)</sup>, ergibt für die orthotropen Sprosse mit elliptischen Blättern folgende Werte:

Bodenfeuchtigkeit	Luftfeuchtigkeit
in %	in %
29,78	45
12,80	30
45,44 max.	63 max.
33,10	45
9,40 min.	29 min.
15,20	36
28,17	40,5
14,19	30
39,50	45
17,10	32

Der Mittelwert für die Bodenfeuchtigkeit bei elliptischen Blättern liegt also bei 25,468%, der für die Luftfeuchtigkeit bei 39,55%

Die gleichen Messungen an Standorten plagiotroper Sprosse mit gelappten Blättern zeigen folgende Ergebnisse:

Bodenfeuchtigkeit	Luftfeuchtigkeit
in %	in %
59,42	71
46,47	66
71,00 max.	89,5 max.
51,30	75,5
63,45	83,5
43,76 min.	62
62,00	56
51,20	47 min.

Für die gelappten Blätter sind dann die Mittelwerte:

Bodenfeuchtigkeit 44,86%

Luftfeuchtigkeit 55,05%

Vergleicht man nun die entsprechenden Beobachtungsreihen der orthotropen und plagiotropen Sprosse miteinander und stellt die betreffenden Mittelwerte gegenüber, so ergibt sich folgendes Bild:

Bodenfeuchtigkeit	Luftfeuchtigkeit
in %	in %
44,86	55,05 plagiotrope Sprosse, gelappte Blätter.
25,468	39,55 orthotrope Sprosse, elliptische Blätter.
19,392%	15,50% Differenz.

Die Differenz der Beobachtung bei plagiotropen und orthotropen Sprossen beträgt also in den beiden Rubriken 19 bzw. 15%.

1) Furlani, J., a. a. O. 1914, 5.

Es erscheint mir zweifelhaft, daß sich der Efeu durch derartig geringe Unterschiede der Feuchtigkeitsgrade von Boden und Luft in seinen Blattformen beeinflussen läßt. Von besonderem Interesse für mich ist die Differenz der Luftfeuchtigkeitsprozente (15%), da ich lediglich die Luftfeuchtigkeit in meinen Versuchen genau gemessen habe, und ich halte mich aus den oben angeführten Gründen dazu berechtigt, die genaue Messung der Bodenfeuchtigkeit vernachlässigen zu können. Trotzdem habe ich immer darauf geachtet, daß die „Trockenpflanzen“ auch wenig gegossen wurden.

Die Differenzzahl bei den Luftfeuchtigkeitsprozenten wird durch den Differenzwert meiner Untersuchungen bei weitem überboten (80 bis 70%). Es müßte also eine Umbildung vom eiförmigen Blatt zum gelappten und umgekehrt vom zipfeligen zum elliptischen viel eher stattgefunden haben. Trotz dieser Steigerung des Unterschiedes und trotz der längeren Dauer der Versuche (Furlanische Versuche: Mitte Oktober bis Frühjahr, meine Versuche: Ende Oktober bis Anfang August) konnte ich eine Abänderung der Blattform bei den betreffenden Pflanzen nicht beobachten. Die Blattformen wurden auch hier vor dem Versuch, während des Versuches und danach gezeichnet. Alle neugebildeten Blätter zeigten jedoch die gleiche Form wie ihre Vorgänger.

Sämtliche Versuche gliederten sich nun in zwei Versuchsreihen, von denen jede mit Stecklingen, Sprossen, — die in 2‰ Knopscher Nährlösung standen —, von orthotropen („Alters“-) und plagiotropen („Jugend“-) Pflanzen und Keimlingen besetzt wurde.

#### Versuchsreihe I.

Als Standorte wurden dafür gewählt:

- a) Die Galerie des Palmenhauses (hell-feucht),
- b) der Platz hinter dem Goldfischbecken im Palmenhaus (schattig-feucht),
- c) der Fensterkasten im Südzimmer (hell-trocken),
- d) der Platz im Nordzimmer (schattig-trocken).

Diese Versuchsreihe sollte vor allem zeigen, inwieweit die Blattform von der Beleuchtung, verbunden mit Trockenheit oder Feuchtigkeit, abhängt. In der Natur wird allerdings kaum ein schattiger-trockener Standort zu finden sein, sondern Trockenheit wird meist mit intensiver, direkter Bestrahlung und Feuchtigkeit eher mit Schatten, also diffusem Licht, verbunden sein. Der Vollständigkeit halber und vor allem, um auf diesem Wege eventuell den maßgebenden Faktor für die Veränderung der Blätter zu ermitteln, wurden diese Versuche angestellt.

## Versuchsreihe II.

In dieser Reihe sollte die Abhängigkeit der Blattform von verschiedenen Feuchtigkeitsgraden der Luft überprüft werden. Die Standorte für die Versuchspflanzen waren

- a) die feuchten Glocken im Fensterkasten des Südimmers (feucht), siehe Anordnung A<sub>2</sub>,
- b) der Fensterkasten des Südimmers (trocken), siehe Anordnung B<sub>4</sub>.

Es gelang mir in beiden Reihen nicht, einmal für die Furlanische Auffassung, daß elliptische — also Folgeblätter — nur an trockenen, hellen Standorten, lappige — also Jugendblätter — dagegen nur an feuchten, schattigen Plätzen ausgebildet werden, Belege im Versuch zu ziehen, andererseits war ich bis auf zwei Ausnahmefälle nicht in der Lage, in den Feucht-Trocken-Versuchen die gleichen Blattumbildungen, wie sie Furlani schildert, zu beobachten. Die Befunde aus meinen Versuchen stehen also offenbar im Gegensatz zu den Furlanischen Ergebnissen.

Die beiden oben erwähnten Ausnahmefälle waren zwei Pflanzen der Folgeform:

1. Ein Steckling der orthotropen Folgeform entwickelte nach einem dreimonatigen Aufenthalt im feuchten Raum (Palmenhaus, Galerie) plötzlich neben typisch eiförmigen „Alters“blättern ein zipfeliges Blatt (s. Fig. 6).

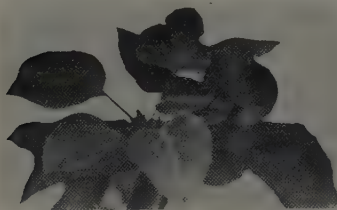


Fig. 6. Jugendblattaustrieb an einer *Hedera helix*, Folgeform.

2. Ein orthotroper Sproß mit elliptischen Folgeblättern, der an der Mutterpflanze tief geschnitten worden war, stand von Oktober 1928 bis Dezember 1929 in einem relativ trockenen Zimmer (Nordzimmer, siehe Anordnung B<sub>3</sub>). Der Sproß war zunächst unbewurzelt und

tauchte mit seinem unteren Ende in Wasser. Ungefähr nach 2 Monaten verlor er sämtliche Blätter und entwickelte dann typische Folgeblätter (s. Fig. 7). Erst im Laufe des späten Frühjahrs 1929 wurden neben den anderen Blättern drei zipfelige Jugendblätter ausgebildet. Im September 1929 trieb der Sproß dann auch Wurzeln.

Der Widerspruch zu den übrigen, der in diesen beiden Beobachtungen zu liegen scheint, wird dadurch geklärt, wenn man beachtet, daß das zweite von den oben erwähnten Exemplaren an der Mutter-

pflanze in 1 m Höhe über dem Erdboden geschnitten worden ist. Obwohl die Ausgangspflanze auch in dieser Höhe eiförmige Folgeblätter trug, so liegen doch bei jeder Efeupflanze in dieser Region noch Knospen, die zwar zu der Zeit, als die Pflanze selbst noch lappige Jugendblätter trug, ausgebildet wurden, die aber nicht zum Austreiben kamen. Bei den im Versuch auftretenden Jugendblättern handelt es sich also zweifellos um Austriebe solcher schon in der „Jugend“ des Individuums angelegter Knospen. Demnach erscheint die Furlanische Fragestellung falsch. Die Ausbildung von zipfeligen und eiförmigen Blättern hängt nicht von der Feuchtigkeit bzw. von der Trockenheit des Bodens oder der Atmosphäre ab, sondern man hat in den abweichenden Formen der Jugend- und Folgeblätter Blattbildungen zu sehen, die durch die Altersunterschiede der Anlagestellen der betreffenden Individuen bedingt sind.

#### c) Versuche mit Hedera-Stecklingen verschiedener Herkunft.

Um die oben geschilderte Meinung zu belegen, ging ich daran, Stecklinge zu machen, und zwar solche, die sich lediglich auf ein Blatt, dessen Achselknospe und auf je ein kleines Stück des Sprosses zu beiden Seiten der Knospe beschränkten. Interessant dabei war, daß die Sproßstücke junge Blätter austrieben und diese ziemlich groß waren, bevor die Sprosse Wurzeln bildeten. Die Versuche wurden in drei Gruppen angestellt, die sich durch die Form der Blätter unterschieden, die an dem betreffenden Sproßstückchen waren. Am meisten Wert wurde dabei auf diejenigen Stecklinge gelegt, die ein Übergangsblatt, die sogenannte „Glymii“-Form, trugen, in der Hoffnung, daß gerade diese Blattgruppe entscheidend für die ganze Frage sein würde. Das Resultat der Versuche hat mir darin Recht gegeben. Von jeder Stecklingssorte, mit Jugend-, mit Übergangs- und mit Folgeblättern wurden drei Töpfe zu ungefähr je 20—30 Stecklingen bepflanzt.



Fig. 7. Jugendblattaustrieb an einem Folgesproß von *Hedera helix*. Der Sproß wurde 2 m über dem Erdboden an der Mutterpflanze geschnitten und in Wasser weitergezogen.



1. Die „Jugendstecklinge“, die übrigens am schnellsten anwuchsen, gaben in ihren Austrieben, wie erwartet, wieder gelappte Jugendblätter.

2. Die „Altersstecklinge“ verhielten sich im Gegensatz zu den Sproßstücken mit Jugendblättern äußerst hartnäckig. Der Versuch mußte oft wiederholt werden, und erst im April 1930 endlich begannen einige von den Mitte August 1929 gemachten Stecklingen auszutreiben, die wiederum genau die gleiche Form zeigten wie die Blätter, aus deren Achsel sie entstanden waren.

3. Bei den Stecklingen mit Blättern der Übergangsform zeigte sich nun genau das gleiche, worüber jeder Gärtner klagen wird, der

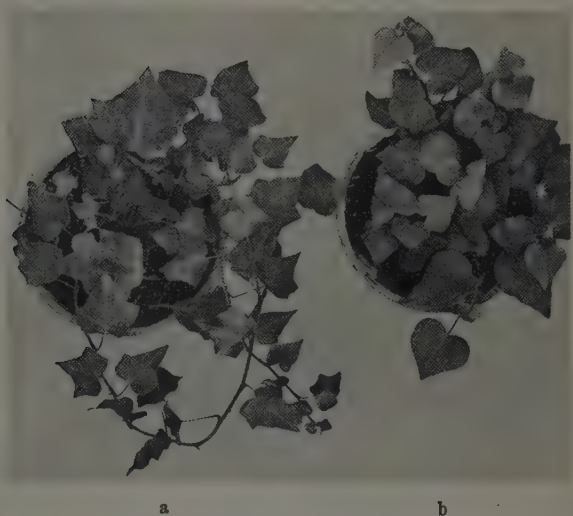


Fig. 8. Kulturen von „Glymii“-Stecklingen. a) Austriebe zur Jugendform neigend, b) Austriebe zur Folgeform fortentwickelt.

sich die Gartenform „Glymii“<sup>1)</sup> gekauft hat, in dem Glauben, sie würde möglichst lange Zeit ihre eigenartige zipfelige Form beibehalten. Jeder Efeu wird ja schließlich einmal seine Form verändern, indem er über die Stufe des Überganges („Glymii“) zur Folgeform wird. Diese Möglichkeit der Veränderung liegt rein zeitlich bei den „Glymii“-Formen viel näher. Der Praktiker wird bestätigen können, daß oft aus dem als „Glymii“ gekauften Exemplar recht bald die blühende Folgeform

1) Figur bei Tobler, Fr., a. a. O. 1927, 4 u. 9.

unseres Efeus wird, in den meisten Fällen jedoch die „Glymii“-Exemplare auf die Jugendform wieder zurückschlagen.

Ich habe zweierlei verschiedene „Glymii“-Stecklinge gemacht:

- a) Solche, die als Zweig an der Mutterpflanze nahe der Grenze standen, wo die Jugendblattform dominiert, oder wenn diese nicht mehr vorhanden war, die verhältnismäßig nahe über dem Boden ansetzten.
- b) Stecklinge, die als Zweig ziemlich weit vom Erdboden entfernt an der Pflanze ihren Ursprung hatten oder nahe der Zone standen, wo deutlich eiförmige Blätter auftraten.

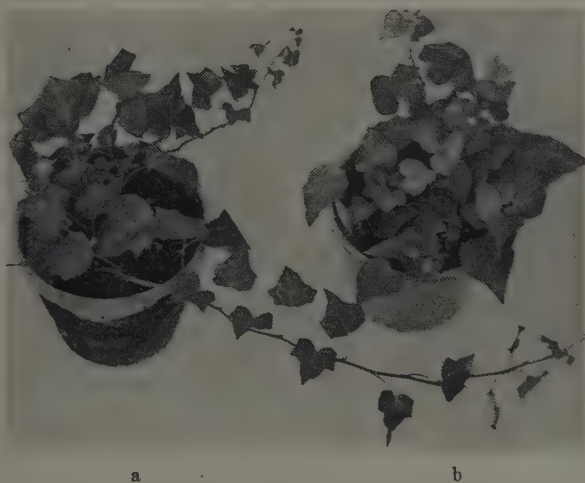


Fig. 9. Kulturen von „Glymii“-Stecklingen (wie 3a—b). a) plagiotrop, b) orthotrop.

Die Fig. 8 zeigt eine Kultur von „jungen Glymii“-Stecklingen neben einer solchen von „alten Glymii“-Stecklingen, in denen deutlich die gelappten bzw. die mehr eiförmigen Austriebe zu erkennen sind. Fig. 9 zeigt die gleichen Kulturen. Hier sieht man deutlich den plagiotropen Wuchs der tiefer geschnittenen „Glymii“-Stecklinge im Gegensatz zu dem typisch orthotropen Wuchs der höher am Stamm stehenden Übergangssprosse.

Die Stecklinge der Gruppe 3a ergaben nun in ihren Austrieben Entwicklungsreihen, die in der Blattform wieder auf die Jugendblätter zurückschritten (s. Fig. 10). Es handelt sich also hier genau wie bei den Austrieben der beiden schon erwähnten orthotropen Sprosse um

die Ausschläge von Knospen, die schon sehr zeitig angelegt worden sind, die aber während der ganzen verstrichenen Zeit ruhten. Die Anlage, eiförmige Blätter auszubilden, war bei diesen Stecklingen also noch zu gering, um für die gesamte Blattrihe bestimmend zu sein, und so entwickelten sich die letzten Blätter dieser Reihe wieder deutlich zu fünfzipfeligen Jugendblättern, mindestens aber waren sie diesen außerordentlich ähnlich.

Auf die gleiche Weise erkläre ich mir die von Goebel<sup>1)</sup> und Münch<sup>2)</sup> beschriebenen „Rückschlags“-Sprosse beim Efeu, die ich selbst auch beobachten konnte. Goebel schreibt ausdrücklich an anderer Stelle<sup>3)</sup> von radiären (Folge-)Sprossen, die als Stecklinge benutzt wurden: „Gelegentlich entwickeln sie an ihrer Basis Sprosse, welche auf die Jugendform zurückschlagen.“

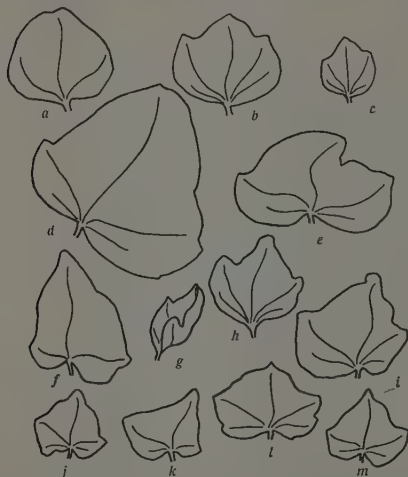


Fig. 10. Blattrihe eines „Glymii“-Stecklinges aus der Nähe der Jugendblattregion an der Mutterpflanze. Die Blätter entwickeln sich nach der Jugendform hin. (Blatt a steht tiefer als b, b tiefer als c usw.)

In Gruppe 3b ergaben die Ausschläge der Stecklinge nicht das gleiche Bild wie in Gruppe 3a. Die Reihe entwickelte sich nicht nach dem Jugendblattstadium hin, sondern blieb vielmehr auf der Zwischenstufe stehen (s. Fig. 11—12). Hier waren also die Anlagen der „Glymii“-Form schon viel kräftiger und blieben mehr dominant

als bei den oben erwähnten, was sich aus der ursprünglichen höheren Lage der Stecklinge am Individuum erklärt. Es wird ja im allgemeinen so sein, daß Knospen, die höher oben an den Zweigen stehen, jüngeren Datums sind, also in der Zeit ausgebildet wurden, wo die Pflanze schon Folgeblätter trieb. Wie schon erwähnt, werden die Knospen dagegen, die am Individuum tief stehen, meist viel früher angelegt worden sein, also hier beim Efeu zu einer Zeit, wo noch Jugendblätter vorhanden waren.

1) Goebel, K., a. a. O. 1908, 81.

2) Büsgen-Münch, Bau und Leben unserer Waldbäume, 1927, 3. Aufl., 51.

3) Goebel, K., a. a. O. 1928, 502.

Die Tatsache, daß sich Stecklinge je nach ihrer Stellung am Ausgangsindividuum verschieden verhalten, ist dem Gärtner schon lange bekannt. Molisch<sup>1)</sup> prägte dafür den Ausdruck „Topophysis“ (= Ortsnatur) und meint damit, daß die Sprosse vieler Pflanzen je nach dem Standort an der Pflanze mehr oder weniger individualisiert sind und meist in der Lage sind, diese „angeborenen“ Fähigkeiten als Steckling beizubehalten. „Ein Steckling aus der Blütenregion hat eine stärkere Neigung zur Blütenbildung, ein Kopfsteckling liefert eine habituell andere Pflanze als ein Steckling von einer

Seitenachse höherer Ordnung, ein Wurzelschoß liefert Pflanzen, die die Tendenz zu Wurzeltrieben in höherem Maße aufweisen als entsprechende Sämlinge...“<sup>2)</sup>. Seeliger<sup>3)</sup> stellt neben den Begriff der Topophysis den der „Zyklophysis“. Mit der Einführung dieses Begriffes ist dabei nichts

Gegensätzliches gemeint, sondern es ist lediglich der Standpunkt gewechselt worden. Er schreibt darüber: „Die Pflanze weist jedem Organ seinen Ort in einer

bestimmten Zeit, in einem bestimmten Alter, in einer bestimmten Phase der Entwicklung an, und wir können, je nachdem es uns zweckdienlich erscheint, die Natur des Organs zu der einen (Ort) oder zu der anderen (Zeit) Variablen in Beziehung bringen.“ Für den Efeu liegen die Dinge

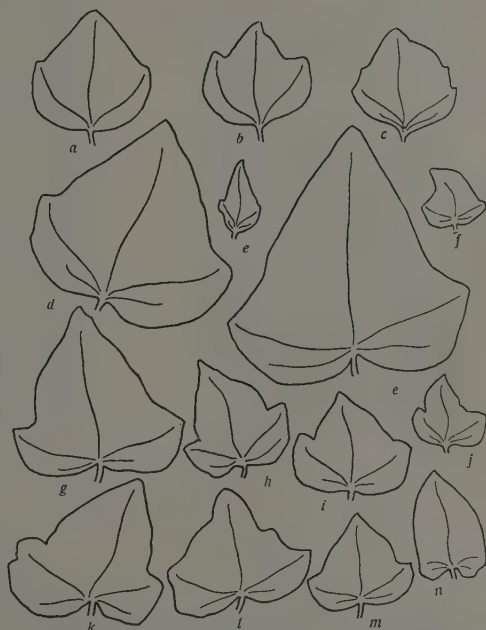


Fig. 11. Blattreihe eines „Glymii“-Stecklinges aus der Region der Übergangsblätter an der Mutterpflanze. Die Blätter bleiben auf der Übergangsstufe stehen. (Blatt a steht tiefer als b, b tiefer als c usw.)

1) Molisch, H., a. a. O. 1930, 288.

2) Molisch, H., a. a. O. 1930, 288.

3) Seeliger, H., Topophysis und Zyklophysis pflanzlicher Organe und ihre Bedeutung für die Pflanzenkultur. Angew. Botanik, 1924, 6, 191—200.

also folgendermaßen: Knospen, die schon in einem verhältnismäßig „jugendlichen“ Alter ausgebildet wurden, bisher aber ruhten, treiben Jugendblätter aus. In dieser Form ausgesprochen würde man die Tatsache vom Standpunkt der Zyklophysis betrachten. Sagt man aber: am Mutterstamm tiefer stehende, ruhende Knospen treiben, wenn sie

dazu angeregt werden, Jugendblätter aus, so spricht man vom Standpunkt der Topophysis aus. Die Versuchsergebnisse lassen es sicher erscheinen, daß sich beim Efeu beide Begriffe vollkommen decken.

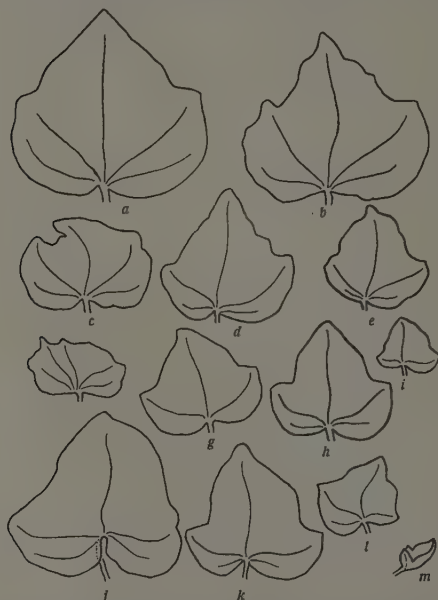


Fig. 12. Blattreihe eines „Glymii“-Stecklinges aus der Region der Übergangsblätter an der Mutterpflanze. Die Blätter bleiben auf der Übergangsstufe stehen. (Blatt a steht tiefer als b, b tiefer als c usw.)

#### d) Austriebe nach Frostschäden.

In dem äußerst strengen Winter 1928/29, der uns Temperaturen bis zu  $-30^{\circ}\text{C}$  brachte, erfror an vielen Orten der Efeu, der sonst als ziemlich widerstandsfähig bekannt ist und nur selten während des Winters die Blätter verliert, in seinen oberen Teilen. Jedenfalls konnte ich diese Beobachtung hier in Dresden machen, wo ich meinen Blick beson-

ders auf die reichen Efeubestände der drei Loschwitzer Albrechtsschlösser, das schöne Exemplar an Alpinum des hiesigen Botanischen Gartens und auf einige äußerst stark entwickelte und schon sehr alte Pflanzen in Loschwitz, das für alten und schönen Efeu bekannt ist, lenkte. Während des Frühjahres 1929 trieben die oben erwähnten, erfrorenen Efeustöcke tiefer unten wieder aus. Die Fig. 13 zeigt nun solche „Frostaustriebe“ am Efeustock des Botanischen Gartens, während die Fig. 14 und 15 bzw. 16 Jugendblatt- und „Glymii“-Austriebe an Exemplaren eines Grundstückes an der Calberlastraße in Loschwitz in Gesamt- und Teilaufnahmen darstellen.



Je nachdem, ob nun die Austriebe tief oder hoch am Stamm standen, je nachdem also, ob die Knospen früh oder spät angelegt worden waren, traten typische Jugendblätter oder Übergangsblätter zu tage. In Fig. 17 sind einzelne frisch ausgetriebene Blätter eines durch



Fig. 13. Jugend- und „Glymii“-Austriebe an einer *Hedera helix* (Staatl. Botan. Garten, Dresden, Alpinum) nach Frostschäden des Winters 1928/29.



Fig. 14. Übersichtsbild einer blühbaren *Hedera helix* mit Jugend- und „Glymii“-Austrieben (Dresden-Loschwitz, Calberlastr.).



Fig. 15. Ausschnitt aus Fig. 14. „Glymii“-Austriebe nach Frostschäden des Winters 1928/29.



Fig. 16. Jugend- und „Glymii“-Austriebe an einer *Hedera helix* (Dresden-Loschwitz) nach Frostschäden des Winters 1928/29.

Frost beschädigten Efeus aus dem ersten Albrechtsschloß abgebildet. Und zwar wurden die deutlich gelappten Blätter (a) an der Pflanze

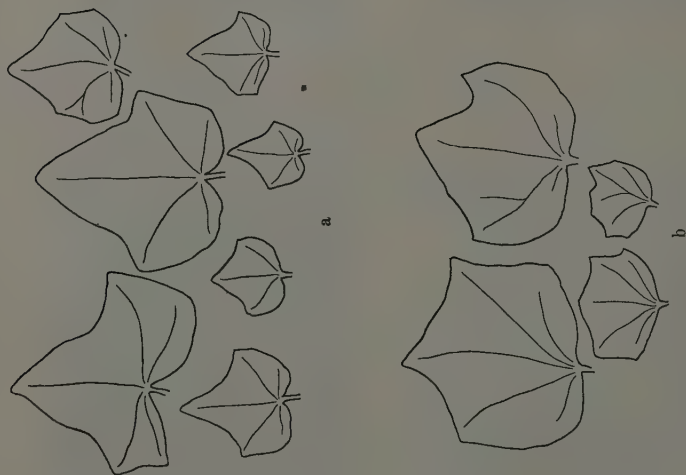


Fig. 17. Einzelne Blattaustriebe an einer *Hedera helix* (Dresden, 1. Albrechtsschloß) nach Frostschäden des Winters 1928/29. a) Dicht über dem Boden, b) 1 m über dem Boden.

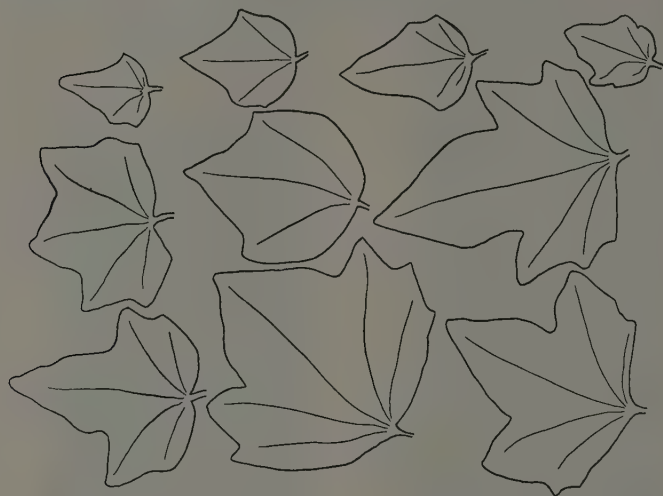


Fig. 18. „Frostaustriebe“ einer *Hedera helix* (Dresden, Lingner-Schloß) zur Jugendform neigend.

dicht über dem Erdboden gefunden, während die mehr zipfeligen („Glymi“) ungefähr in 1 m Höhe am Stamm standen (b). Andere Beob-

achtungen stammen von Anfang Juni und zeigen, daß nun schon 3 bis 4 Blätter ausgebildet waren. Hier sieht man deutlich die gleiche Ent-

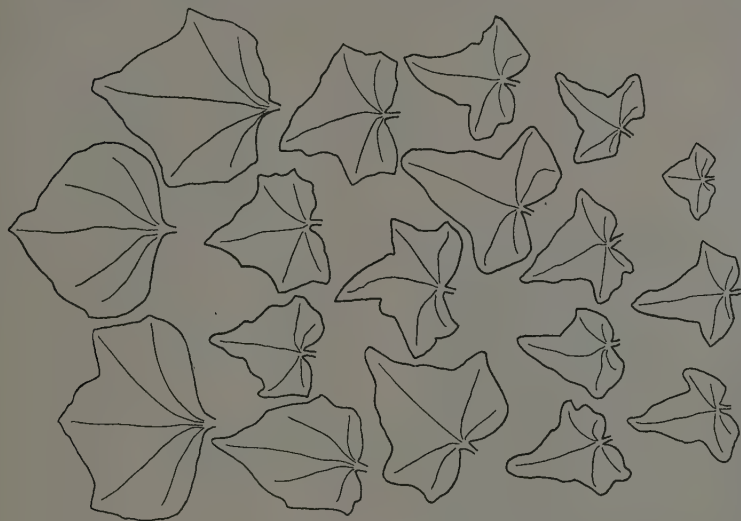


Fig. 20. Blattreihe eines „Frostaustriebes“ von Hedera helix (Dresden, Schloß Eckberg) zur Jugendform neigend.



Fig. 19. „Frostaustriebe“ einer Hedera helix (Dresden, Lingner-Schloß) zur Folgeform neigend.

wicklung wie in den Versuchen mit gesteckten Sproßstücken. Bisher ruhende Knospen, die früher angelegt worden waren und die ich ein-

mal kurz als „ältere“ Knospen bezeichnen will, bildeten Blattr Reihen aus, die mehr zur Jugendform neigten (s. Fig. 18). „Jüngere“ Knospen



Fig. 22. Blattrreihe eines „Frostaustriebes“ von *Hedera helix* (Dresden, Schloß Eckberg) zur Folgeform neigend.



Fig. 21. Blattrreihe eines „Frostaustriebes“ von *Hedera helix* (Dresden, Schloß Eckberg) zur Übergangsform neigend.

dagegen trieben „Glymii“-Formen und schließlich solche, die in der Form den Folgeblättern sehr nahe kommen (s. Fig. 19). Diese Beobach-

tungen wurden an Efeupflanzen des zweiten Albrechtsschlosses, — Lingner-Schloß —, gemacht. Blattreihen, die im Juli an Pflanzen der Mauer des dritten Albrechtsschlosses (Schloß Eckberg) und im Oktober an solchen von Loschwitz aufgenommen wurden, zeigen nun in noch viel schönerer Folge, wie die Glymii-Austriebe, je nachdem, ob aus „alten“ oder „jungen“ Knospen entstanden, sich zur gelappten (s. Fig. 20). zur „Glymii“- (s. Fig. 21) oder mehr zur obovaten Form entwickeln (s. Fig. 22).

Die gleichen Beobachtungen an *Hedera canariensis* machte Dr. Pfaff, Bozen, und teilte diese Herrn Prof. Tobler mit, der sie freundlicherweise an mich weiterleitete. Pfaff schreibt: „Der verflossene strenge Winter hat bei uns unter anderen auch dem Efeu, besonders der *Hedera hibernica* und der *canariensis*, manchen Schaden zugefügt . . . Da die Stämme nicht erfroren waren, trieben sie alsbald neue Sprosse und Blätter; aber merkwürdigerweise auch in den Teilen, welche schon seit Jahrzehnten orthotrope Sprosse mit Altersblättern getragen hatten, nun zum größten Teile plagiotrope Sprosse mit normalen Jugendblättern, zum kleineren Teile wohl orthotrope Sprosse, aber nicht mit Altersblättern, sondern mit radiär angeordneten abnorm vergrößerten Jugendblättern von verwischter Form“.



Fig. 23. „Frostaustriebe“ einer *Hedera canariensis* (Bozen).

Das Original zu Fig. 23, die den frischen Austrieb nach Frostschäden des Winters an einer *Hedera canariensis* am Gummerkreuz in Bozen darstellt, ist von Dr. Pfaff mir gütigst zur Verfügung gestellt worden.

Eine Mitteilung über Efeupflanzen am Kloster Chorin (Mark Brandenburg) stammt ebenfalls von Pfaff. Auch dort hat alter blühender und sonst eiförmige Blätter tragender Efeu zum Teil typische Jugendblätter, in der Hauptsache aber Blätter der „Glymii“-Form ausgetrieben, nachdem er im Winter 1928/29 durch den ungewöhnlich starken Frost erheblich beschädigt worden war.



Diese Beobachtungen lassen sich sicherlich noch durch eine ganze Anzahl gleicher aus verschiedenen Standortsgebieten des Efeus, die in dem erwähnten Winter derartige extreme Kältegrade aufzuweisen hatten, beliebig vermehren.

Interessant dürfte hier noch sein, daß sich *Ilex aquifolium* ähnlich verhält wie *Hedera helix*. Bekanntermaßen ist auch *Ilex heterophyll*. Sie trägt an sterilen Ästen dornig gezähnte Blätter, während die Blätter der fertilen Zweige lorbeerblattähnlich und glattrandig sind. Im Forstgarten zu Tharandt befindet sich nun ein altes blühbares Exemplar, das im Winter 1928/29 durch den strengen Frost auch stark beschädigt worden ist. Jetzt treibt der oben abgefrorene Stamm unten neu aus, und zwar zeigen die frisch ausgetriebenen Blätter die Jugendform.

Pfaff sieht die Ursache für das spontane Auftreten der Jugendblätter an Pflanzen, die sonst nur Folgeblätter tragen, in der durch das Erfrieren bewirkten Verwundung. „Ich möchte nach diesen beiden Beispielen glauben, daß der Efeu dann, wenn er an seinen Blättern und Zweigen stark beschädigt wird, an den beschädigten Stellen nur Jugendtriebe und -blätter hervorbringt; daß er aber bei geringerer Schädigung auch Alterssprosse mit Altersblättern und Blüten hervorbringen kann“<sup>1)</sup>. Molisch schreibt ähnliches für *Broussonetia papyrifera*. Die Pflanze trägt für gewöhnlich in der Jugend dreifach gelappte Blätter, die Folgeform dagegen ist ungeteilt. „Nur bei nach Verwundung auftretenden neuen Sprossen kann man manchmal auch bei alten Bäumen gelappte Blätter auftreten sehen, desgleichen an Wurzelschößlingen“<sup>2)</sup>.

Meines Erachtens können jedoch Verwundungen nur als auslösende Ursache das Austreiben gelappter Jugendblätter bewirken, die in bisher ruhenden Knospen schon zeitig angelegt wurden. Gegen Frostbeschädigungen sind ruhende Knospen im allgemeinen besser geschützt als jüngere. Somit erklärt sich auch, daß in den Zonen, in denen sonst eiförmige Blätter (aus jüngeren Knospen entstanden) standen, plötzlich gelappte Jugendblätter auftreten. Für diese Ansicht spricht auch, daß gelappte Blätter gerade an Wurzelschößlingen zu finden sind.

Ich kann die Furlanische Beobachtung bestätigen, daß der Efeu im allgemeinen dicht über dem Boden gelappte Blätter, in größeren Höhen dagegen eiförmige ausbildet. Die Ursache für das Auftreten

---

1) Herr Dr. Pfaff, Bozen, stellte mir in liebenswürdiger Weise die Ergebnisse der von ihm gemachten Beobachtungen zur Verfügung, wofür ich ihm ebenso wie für das überlassene Lichtbild meinen herzlichsten Dank sage.

2) Molisch, H., a. a. O. 1929, 147.

der Lappen- bzw. Eiform kann ich jedoch keineswegs in den verschiedenen Feuchtigkeitsgraden der Atmosphäre sehen.

### Zusammenfassung.

Bei Betrachtung der wechselnden Blattform bei *Hedera helix* können äußere Faktoren (wie Unterschiede von Temperatur und Feuchtigkeit) nicht der Grund, wohl aber die auslösende Ursache für ein spontanes Auftreten der Jugendform an Exemplaren mit Folgeblättern sein. Äußere Bedingungen können die Blattform nicht direkt beeinflussen, müssen jedoch als Ursache für das Austreiben dieser schon früher in ihrer Form festgelegten Blätter angesehen werden. Bestimmend für die Blattform des Efeus ist lediglich das Alter, erstens der betreffenden Pflanze und zweitens der Anlagestelle. Die gelappten Blätter werden also im allgemeinen immer an sterilen, „jungen“ Pflanzen plagiotropen Charakters, die eiförmigen dagegen immer an blühbaren, orthotropen Sprossen „alter“ Pflanzen in Erscheinung treten. Erst nach einem gewissen Alter treibt also der Efeu Folgeblätter, ohne daß die Außenbedingungen eine Veränderung erfahren haben. Den Grund für ihre Ausbildung hat man letzten Endes in inneren Umstimmungen der Pflanze zu suchen.

Zugleich wird ein überraschendes Licht auf die Dauer des möglichen Austreibens von ruhenden Knospen am alten Holze geworfen. Diese Tatsache erklärt am einfachsten die sogenannten „Rückschläge“, bei denen also wohl das Austreiben, nicht aber die Form der erscheinenden Blätter eine Folge besonderer äußerer Umstände ist.

Es sei mir gestattet, am Schluß der Arbeit Herrn Prof. Dr. Tobler für das wohlwollende Interesse, das er meinen Arbeiten entgegenbrachte, für die wertvollen Ratschläge und für die überlassene Literatur meinen herzlichsten Dank zu sagen.

### Literatur.

- Benedict, H. M., Senile changes in leaves of *Vitis vulpina* L. and certain other plants. Cornell university agric.-experim. station. June 1915, 281.  
 Benecke, W., Einige Bemerkungen über die Bedingungen des Blühens und Fruchstens der Gewächse. Botan. Zeitg. 1906, 64, 98—104.  
 Büsgen-Münch, Bau und Leben unserer Waldbäume, 1927, 3. Aufl.  
 Diels, L., Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich, 1906.  
 Furlani, J., Zur Heterophyllie von *Hedera helix* L. Österr. botan. Zeitschr. 1914, 5, 153—169.  
 Goebel, K., Über die Jugendzustände der Pflanzen. Flora 1889, 72, 1—45.  
 — Organographie, 1898—1901.

- Goebel, K., Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen, 1908.  
— Organographie I, 3. Aufl., 1928.
- Heilbronn, A., Über experimentelle Beeinflussung der Blattnervatur. Biolog. Zentralbl. 1926, 46, 477—480.
- Hildebrand, F., Über die Jugendzustände solcher Pflanzen, welche im Alter vom vegetativen Charakter ihrer Verwandten abweichen. Flora 1875, 58, 305, 321.
- Karsten, G., Biologie der Pflanzen. In: Nußbaum-Karsten-Weber. Lehrbuch der Biologie 1913.
- Molisch, H., Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei, 1930, 6. Aufl.  
— Die Lebensdauer der Pflanze, 1929.
- Muth, J., Über Topophysis an der Tomate (*Solan. Lycopers. L.*) und der wohlriechenden Wicke (*Lathyrus odoratus L.*). Gartenbauwissenschaft 1928, 1, 328—331.
- Nordhausen, M., Über Sonnen- und Schattenblätter. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 1912, 30, 483—503.
- Pfaff, W., Etwas vom Efeu. „Schlern“, 1929, 10, 3.
- Seeliger, R., Topophysis und Zyklophysis pflanzlicher Organe und ihre Bedeutung für die Pflanzenkultur. Angew. Botanik 1924, 6, 191—200.
- Schenck, H., Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, Schimpers Bot. Mitteilg. aus den Tropen 1892/3, 92.
- Tobler, F., Die Gattung *Hedera*, 1912.  
— Die Entwicklung der Primärblätter bei *Hedera helix L.*, I. Flora 1926, 21, 172—176.  
— Die Gartenformen der Gattung *Hedera*. Mitteilg. d. Dtsch. Dendrolog. Gesellschaft 1927, 38, 1—33.
- Velenovsky, I., Vergleichende Morphologie der Pflanzen II, 1907.
- Wiesner, J., Formänderungen von Pflanzen bei Kultur im absolut feuchten Raum und im Dunkeln. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 1891, 9, 46—53.



# Botanische Abhandlungen

Herausgegeben von Prof. Dr. K. Goebel, München

## Heft 16:

### **Untersuchungen über die Hüllorgane um Archegonien und Sporogonien der akrogynen Jungermaniaceen**

Von

**Edgar Knapp**

Göttingen

Mit 214 Abbildungen im Text

IV, 168 S. gr. 8° 1930 Rmk 12.—

Im ersten Abschnitt der Arbeit wurden Probleme der Perianthbildung besprochen, vor allem die Gestaltung des Perianths zur Zeit der Archegonienreife und die Frage der funktionellen Bedeutung des Perianths. In einem zweiten Abschnitt untersucht der Verfasser die Hüllbildung um den Embryo durch das Wachstum des Stämmchens und des Bauchteils des befruchteten Archegoniums. Es wird dabei eine Gesamtdarstellung der durch verschiedenes Wachstum des Stämmchens bedingten Typen der Hüllen versucht.

## Heft 17:

### **Untersuchungen an Luftwurzeln**

Von

**K. Goebel und W. Sandt**

Mit 9 Abbildungen im Text und 6 Tafeln

124 S. gr. 8° 1930 Rmk 12.—

Inhalt: Einleitung. / 1. Das Wachstum der Luftwurzeln in Luft. / 2. Wachstumsänderungen beim Wechsel des Außenmediums. / 3. Wachstumshemmung und Schädigung durch Wasser. / 4. Der Geotropismus der Luftwurzeln und ihrer Seitenwurzeln. / 5. Dekapitierungsversuche an Luftwurzeln. / 6. Transpirations- und Wachstumsmessungen an isolierten Spitzen. / 7. Grenzen der Ersatzwurzelbildung. / 8. Anatomie der untersuchten Luftwurzeln. / Zusammenfassung. Literatur.

## Heft 18:

### **Geschlechts- und Artkreuzungsfragen bei *Fragaria***

Von

**Elisabeth Schiemann**

Institut für Vererbungsforschung der Landwirtschaftlichen Hochschule Berlin-Dahlem

Mit 28 Textfiguren, 7 Kurven und 8 Tafeln

112 S. gr. 8° Rmk 15.—

Die Versuche, über die hier berichtet wird, laufen mit Unterbrechungen seit dem Jahre 1919. In diesem Jahre wurden die ersten Kreuzungen ausgeführt an einem Material, das aus sich selbst heraus die Anregung zur Fragestellung gab. Das Institut für Vererbungsforschung (damals Potsdam) besaß ein kleines *Fragaria*-Sortiment (12 Sippen), das aus dem botanischen Garten in Straßburg stammte.

Die Frage nach der Natur der Millardetschen faux-hybrides war mit dem schnellen Fortschritt der Genetik wieder lebendig geworden und drängte zu einer Klärung. Sie wurde an verschiedenen Stellen in Angriff genommen und ist in den wesentlichsten Punkten als geklärt anzusehen.

Inzwischen haben andere Forscher zur Frage der Geschlechtsbestimmung und der Geschlechtsverteilung reiches Material beigegeben. Trotz dieser Fortschritte bleibt doch im einzelnen, sowohl in der Frage der Geschlechtsbestimmung als in der der faux-hybrides vieles zurück, was weiterer experimenteller Bearbeitung zu seiner befriedigenden Lösung bedarf; hierzu sollen die hier veröffentlichten Untersuchungen Bausteine beitragen.

# Die Phylogenie der Pflanzen

Ein Überblick über Tatsachen und Probleme

Von

**Dr. Walter Zimmermann**

ao. Professor der Universität Tübingen

Mit 250 Abbildungen im Text

XI, 454 S. gr. 8\*

1930

Rmk 30.—, geb. 32.—

**Inhalt:** Einleitung: 1. Geschichte der phylogenetischen Forschung an Pflanzen. 2. Beispiel eines phylogenetischen Problems (Ginkgo-„Blüte“). / Teil I. Historische Phylogenie. 1. Der Ablauf der Phylogenie. a) Allgemeiner Überblick. b) Urzeugung. c) Die Pflanzengruppen: 1. Stamm: kernlose Thallophyta. 2. Stamm: kernhaltige Thallophyta. 3. Stamm: Kormophyta (Bryophyta, Psilophyta, Lycopside, Articulata, Pteropsida). 2. Floren-geschichte. 3. Allgemeine historische „Gesetze“. / Teil II. Kausalanalyse der Phylogenie. 1. Vorbemerkungen. 2. Lamarckismus oder Darwinismus? 3. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse der phylogenetischen Kausalanalyse. / Schlußwort. Sach- und Autorenregister.

Das Interesse an der Phylogenie lebt auf. Die Phylogenie als Ordnungswissenschaft gewinnt gerade jetzt eine erneute Bedeutung durch das Wiederaufleben der Grundfrage der vergleichenden Wissenschaften, durch das Wiederaufleben des Gestaltungsproblems. Der Gestaltwandel, der Wandel der mit unseren Sinnen wahrnehmbaren Pflanzengestalt, ist die wichtigste Materie der Phylogenetik. Es war ihr Schicksal, fast nie als selbständige Wissenschaft behandelt zu werden, sondern als Anhängsel, als untergeordnetes Glied anderer Wissenschaften: z. B. der Systematik und Pflanzengeographie, der Paläobotanik und Erblirkheitsforschung, der vergleichenden Morphologie und Physiologie oder der zoologischen Phylogenetik.

Professor Zimmermann hat sich bemüht, mit diesem Werk eine wirkliche Geschichte der botanischen Phylogenie, des pflanzlichen Werdens zu schreiben, indem er diese mehr verborgenen Zweige phylogenetischer Arbeit zu erfassen suchte und den phylogenetischen Kern auch aus anderen wissenschaftlichen Disziplinen herausholte. Die Phylogenetik faßt er auf als eine empirisch-rationale Wissenschaft, die ganz entsprechend arbeitet wie andere Naturwissenschaften, das heißt also, er strebt auch bei der Phylogenetik einen „konsequenten Dualismus“ an: er sündert auch bei den phylogenetischen Gruppierungsfragen die am Objekt, an der Pflanze, sich abspielenden Tatsachen von den in uns, im erkennenden Subjekt, hinzukommenden Begriffs- und Nomenklaturproblemen sowie von anderen subjektiven Zutaten.

Das Buch ist aus Vorlesungen entstanden und soll eine Einführung sein, keine vollständige Monographie. Die phylogenetischen Einzeldaten sind deshalb nur in Auswahl gegeben; entsprechend dem Gesamtziel hat der Verf. vor allem die gesicherten Daten behandelt. Daneben fanden aber auch die aktuelleren Probleme Platz. Im Rahmen der historischen Phylogenie liegt darum das Schwergewicht bei jenen Pflanzen, welche wie die Pteridophyten, durch treffliche Fossilfunde überliefert sind. Die meisten Thallophyten mit ihren vergänglichen Resten mußten dagegen mehr zurücktreten. Überhaupt beschränkt sich die Darstellung der Einzelpflanzen und Pflanzengruppen auf jene Formen und Daten, die für die Phylogenie bedeutsam sind, um so die wesentlichen Punkte nicht in einem Dickicht von Einzelheiten zu ersticken.

Bei der Darstellung phylogenetischer Meinungsdivergenzen stellt der Verf. diejenige Auffassung, die ihm am wahrscheinlichsten ist, in den Vordergrund und gibt damit ein klares Bekenntnis zur eigenen Anschauung und ihren Beweggründen.

Nicht zuletzt soll das Buch beim Studium von Einzelfragen auch ein Führer sein zu den Quellen, zu den Originaluntersuchungen mit ihren Belegen.